Herrn Dr Marshall

17.

Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe

Von

A. Kölliker

[Zeits. f. Wissensch. Zoologie XL 1884]

Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe[1].

Von

A. Kölliker.

Mit Tafel XI und XII.

Seit Remak in seinen »Untersuchungen« die drei von ihm angenommenen Keimblätter und die Gewebe und Organe des Körpers in bestimmte Beziehungen zu einander zu bringen versucht hat, ist diese Frage vielfach der Gegenstand von Forschungen und theoretischen Ableitungen gewesen. Bekanntlich war Remak vor Allem darauf ausgegangen (p. 66, auch p. 80), den Plan zu erforschen, nach welchem der Hühnerembryo aus der Keimscheibe sich entwickelt. Hierbei hatte sich ergeben, »dass keines von den beiden primitiven Blättern die ausschließliche Grundlage eines Organ- oder Gewebesystemes von bestimmter histologischer oder physiologischer Begrenzung bildet, dass vielmehr beide Blätter die ungesonderte Anlage der verschiedenartigsten Organ- und Gewebesysteme enthalten«. Erst mit dem Auftreten des mittleren Blattes, das Remak, wie man weiß, vom primitiven unteren Blatte ableitet, lassen sich bestimmtere Beziehungen der Keimblätter zu den Organen und Geweben erkennen, und da stellen sich dann die bekannten, von Remak so klar und ausführlich geschilderten Beziehungen heraus, die zu den neuen Bezeichnungen der Keimblätter als dem sensoriellen oder Sinnesblatte, dem motorisch-germinativen und dem Darmdrüsenblatte führten. Trotz der Erkenntnis mancher wichtigen allgemeinen Sätze blieben jedoch eine bedeutende Zahl unbegriffener Thatsachen stehen, wie vor Allem die, dass das Nervensystem von zwei Keimblättern

[1] Dieser Aufsatz ist die weitere Ausführung eines Vortrages, den ich am 8. August 1883 in der medicinischen Sektion der schweizerischen naturforschenden Gesellschaft in Zürich gehalten habe. Ein kurzer Bericht über diesen Vortrag findet sich in den Archives des sciences physiques et naturelles de la Bibliothèque universelle de Genève. T. X. p. 368.

abgeleitet werden musste, und lässt sich daher nicht behaupten, dass es Remak gelungen sei, die Bedeutung der Keimblätter für den Aufbau des Organismus festzustellen.

Durch die Nachfolger Remak's wurden nun in erster Linie manche Schwierigkeiten beseitigt, die den Darstellungen desselben hindernd im Wege standen. Vor Allem ist zu betonen der Nachweis, dass das gesammte Nervensystem eine einheitliche Bildungsstätte, und zwar das äußere Keimblatt, besitzt, indem nicht nur das Gehirn und Rückenmark aus der Medullarplatte, sondern auch das gesammte peripherische Nervensystem aus dieser und den benachbarten Theilen des Ektoblastes (der Zwischenrinne von His) hervorgehen. Ferner wurde von mir gezeigt, dass das proximale Blatt der sekundären Augenblase nicht die ganze Uvea mit ihren bindegewebigen und muskulösen Elementen, sondern nur deren epitheliale Lage, das Pigmentum nigrum, bildet. Die Blutgefäße von Hirn, Mark und Netzhaut hatte noch Remak in loco in der Medullarplatte entstehen lassen (p. 78), jetzt wissen wir, namentlich seit H. Müller und His, dass die Gefäße in alle diese Theile von außen hereinwachsen und denselben nicht ursprünglich angehören. So ebneten sich nach und nach große Hindernisse einer einheitlichen Auffassung der Entwicklung, wie sie Remak noch entgegen traten, doch blieb eine scheinbare große Ausnahme unerklärt, die nämlich, dass nicht nur das äußere und das innere Keimblatt Drüsen bilden, sondern auch der Mesoblast, von welchem seit Remak die Urnieren und die Geschlechtsdrüsen abgeleitet werden, während dieser Forscher die bleibenden Nieren aus dem Entoblasten entstehen lässt.

Während diese und andere verwandte Fragen geprüft wurden, tauchten ganz neue Gesichtspunkte und überraschende Hypothesen auf. Als wichtigste sind zu bezeichnen einmal die geniale Konception von His, nach welcher der Leib des Embryo aus zwei Keimen, dem Hauptkeime, Archiblasten, und dem Nebenkeime, dem Parablasten, sich aufbaut, und zweitens der von Götte, von mir (Entw. 2. Aufl. p. 389) und den Gebrüdern Hertwig vertheidigte Satz, dass die Bedeutung der Keimblätter keine histiologisch-physiologische, sondern eine morphologische sei, mit anderen Worten, dass wahrscheinlich alle Keimblätter potentia und zum Theil actu die Fähigkeit besitzen, alle Gewebe aus sich zu erzeugen.

Diesen Fragen näher tretend erscheint es als das Wichtigste, zuerst die Lehre vom Archiblasten und Parablasten zu besprechen und an die neueste Schrift von Waldeyer[1] anzuknüpfen. Geleitet von dem

[1] Archiblast und Parablast im Archiv für mikr. Anat. Bd. XXII, auch separat. Bonn 1883.

Bestreben eine Vermittelung zwischen den Anschauungen von His und denen der großen Mehrzahl der anderen Embryologen anzubahnen, nimmt Waldeyer die Namen Archiblast und Parablast an. Der Archiblast geht unmittelbar aus dem Bildungsdotter und der Furchung hervor, wie His dies aufstellt, der Parablast dagegen wird nicht mit His vom weißen Dotter abgeleitet, dessen Fähigkeit zur Zellenbildung der Autor entschieden in Abrede stellt, sondern auf ein bei der Furchung Anfangs nicht verbrauchtes archiblastisches Material zurückgeführt, das sogenannte »sekundäre Furchungszellen« bilde. Während so Waldeyer gerade mit Bezug auf den wichtigsten Punkt in gar nicht zu vermittelnder Weise von His abweicht, stimmt er dagegen in der Verwerthung des von ihm sogenannten Parablastes mit His vollständig überein, indem er aus demselben ebenfalls das Blut und die Gefäße und alle Bindesubstanzen ableitet. Geht man der Sache auf den Grund, so giebt es somit für Waldeyer nur einerlei und zwar archiblastisches Bildungsmaterial, welches zwei Keime erzeugt, den Nerven-Epithel-Muskelkeim oder die drei Keimblätter, und einen Blut-Bindegewebskeim oder das, was His auch Gefäßblatt nennt.

Meine Stellung zu dieser Darstellung Waldeyer's anlangend, so stimme ich darin vollkommen mit ihm überein, dass ich ebenfalls keine Zellenbildung außer derjenigen, die vom Bildungsdotter ausgeht, anerkennen kann, dagegen finde ich keinen Grund, beim Hühnchen einen Unterschied zwischen den früher und später auftretenden Furchungskugeln zu statuiren und komme auch mit Rücksicht auf die Bildungsstätten des Blutes, der Gefäße und der Bindesubstanz theilweise zu anderen Ergebnissen als mein verehrter Kollege.

Die erste Zellenbildung und das Vorkommen eines Nebenkeimes (Parablasten) anlangend, so erlaube ich mir wiederholt die von mir schon seit Langem in dieser Frage behauptete Stellung zu vertheidigen. Am klarsten liegen die Verhältnisse bei den Säugethieren und wird man es begreiflich finden, dass ich immer wieder darauf zurückkomme, dass es bei diesen Thieren auch beim besten Willen nicht gelingt, einen Zellenkomplex zu finden, der als nicht mit den Furchungszellen in Verbindung gedeutet werden könnte, oder ein Bildungsmaterial nachzuweisen, das dem weißen Dotter des Vogels vergleichbar wäre und Zellen erzeugte. Beim Kaninchen, das ich im Auge habe, ist die Keimblase mit ihren drei Blättern so Schritt für Schritt bis weit über die Zeit der Entstehung des Blutes und der Gefäße verfolgt, dass mit Bezug auf die vorliegende Frage von einer vollen Gewissheit gesprochen werden kann.

Bei den Vögeln ist es unstreitig viel schwieriger, als bei den

Säugern, zu einer bestimmten Entscheidung über das Vorkommen einer Zellenbildung außerhalb des sich furchenden Bildungsdotters zu gelangen und erklärt sich so die so sehr verschiedene Stellung der Autoren zu dieser Frage. Wenn ein Forscher von der großen Bedeutung von His trotz aller Einwendungen immer und immer wieder auf die freie Zellenbildung im weißen Dotter zurückkommt, so ergiebt sich hieraus wohl mit Sicherheit, dass Thatsachen vorliegen, die für eine solche Auffassung zu sprechen scheinen. Bei den Vögeln handelt es sich, wie man weiß, um die Deutung des Keimwalles (His), der, wie ich behauptete, ein Theil des Blastoderms ist und Keimwulst genannt wurde, während His denselben als ein Gemeng von Elementen des weißen Dotters und von Bestandtheilen der Keimhaut betrachtet. Ich gebe zu, dass diese Auffassung eine etwelche Berechtigung besitzt, da die zelligen Elemente dieser Lage in gewissen Stadien der Entwicklung nicht leicht zur Anschauung zu bringen sind und auch Inhaltskörper führen, die eine Verwechslung mit Bestandtheilen des weißen Dotters zulassen. Wenn man jedoch den Keimwulst Schritt für Schritt verfolgt, so ergiebt sich, wie ich in meiner Entwicklungsgeschichte hinreichend nachgewiesen zu haben glaube, seine Entstehung aus Furchungskugeln oder archiblastischem Material, um mit His zu reden, mit aller Bestimmtheit. Der Keimwulst bildet sich während des Durchtretens des Eies durch den Uterus der Henne, indem die Zerklüftung des Bildungsdotters auch die Randtheile desselben ergreift (siehe m. Fig. 21, 22 und Öllacher [Furchung und Blätterbildung im Hühnereie in Stricker's Studien, 1870, p. 54] Fig. 6, 7, 8) und hat im Anfange noch nicht dieselbe Mächtigkeit wie später. Im eben gelegten, noch unbebrüteten Eie ist der Keimwulst in der Regel bereits sehr gut ausgebildet, wie meine Fig. 24 und 25 dies zeigen, die ich sonst nicht gerade als typische bezeichnen möchte, da der mittlere Theil des Entoderms sehr eigenthümlich ausgeprägt war. Nach neuen Untersuchungen betrachte ich für das eben gelegte Ei den Zustand des Blastoderms als maßgebend, den die Fig. 1 bis 4 wiedergeben. Hier war bei einer Breite der Keimscheibe von 4,0 mm die Mitte derselben 0,16 mm und die Randtheile 0,11—0,13 mm dick, während die zwischenliegenden Theile nur 0,08—0,09 mm maßen. Somit hatte sich an diesem Blastoderm schon ein unzweifelhafter Randwulst ausgebildet, während es auf der anderen Seite nicht dem geringsten Zweifel unterliegen konnte, dass derselbe aus gefurchtem Bildungsdotter, aus archiblastischem Material, hervorgegangen war. Um dies darzuthun, theile ich über die histologischen Verhältnisse dieser Keimscheibe Folgendes mit: Dieselbe bestand aus einer ziemlich gut ausgebildeten äußeren Keimschicht, die in der Mitte aus zwei, stellen-

weise selbst aus drei Zellenschichten zusammengesetzt war, am Rande dagegen nur eine Lage von Elementen zeigte. Alle diese Zellen waren rundlich polygonal, im Vergleiche zu den späteren Elementen des Ektoderms groß, mit feinkörnigem Inhalte und einem großen Kerne oft mit deutlichem Nucleolus. An diese Lage schloss sich zum Theil unmittelbar, zum Theil mit mehr oder weniger bestimmter Abgrenzung eine tiefere Zellenschicht an, die in der Mitte der Keimscheibe und am Rande derselben etwas verschieden sich verhielt. Dort bestand dieselbe aus drei bis fünf, selbst sechs Schichten von zelligen Elementen, die in den tieferen Theilen gegen den weißen Dotter zu so locker gefügt waren, dass sie mehr den Eindruck gesetzlos in einem Hohlraume, der sogenannten Keimhöhle, vertheilter Elemente machten, wogegen dieselben höher oben gegen das Ektoderm zu stellenweise wie eine besondere hautartige Lage bildeten, die ich als die erste Andeutung des Entoderms betrachte. Anders verhielten sich die Ränder der Keimscheibe. Hier waren die Elemente der unteren Lage alle fest an einander gefügt und bildeten einen zusammenhängenden Wulst. Die Beziehungen zum unterliegenden weißen Dotter anlangend, so war dieser in der Mitte der Keimhaut durch eine scharfe Linie von derselben geschieden, am Rande im Bereiche des Keimwulstes dagegen kam zwar eine solche Grenzlinie auch vor, doch gab es Stellen, vor Allem in der Nähe des äußersten Randes der Keimhaut, wo Furchungskugeln des Keimwulstes wie in den weißen Dotter hineinragten, ja selbst mit demselben zusammenzuhängen schienen.

Die Elemente dieser unteren Lage der Keimhaut zeigten sehr verschiedenartige Verhältnisse. Am kleinsten und schwach abgeplattet, aber immer noch verhältnismäßig groß, waren die Furchungskugeln des in der Anlage begriffenen inneren Keimblattes; größer und meist kugelrund, zum Theil wie im Keimwulste einzelne Elemente rundlich polygonal, erschienen die übrigen Bestandtheile dieses Blattes, unter denen namentlich viele der bekannten großen Furchungskugeln (Dotterzellen, Götte, Megasphaeren, His) die Aufmerksamkeit auf sich zogen, die in allen Gegenden des Keimes, vor Allem aber in dessen Mitte sich fanden und immer gröbere Inhaltskörner führten, die zum Theil ganz dieselbe Beschaffenheit zeigten, wie die Körner der angrenzenden Lagen weißen Dotters. Von diesen Elementen der unteren Schicht zeigen die meisten kleineren deutliche Kerne, namentlich wenn ihre Inhaltskörner kleiner und blass sind, in den größeren Kugeln dagegen sind Nuclei nur selten zu erkennen, indem dieselben wahrscheinlich durch die groben Inhaltskörner verdeckt sind; immerhin finden sich solche auch in großen Kugeln, wenn deren Körner kleiner sind (Fig. 4). Im Keimwulste

waren ohne Ausnahme zahlreiche, durch Karmin roth gefärbte Kerne zu erkennen, welche auch in lockerer gefügten Theilen desselben als den einzelnen Furchungskugeln angehörend sich ergaben.

In keinem Theile dieser Keimhaut war etwas zu sehen, was mit den Protoplasmafortsätzen von His und Disse eine Vergleichung zugelassen hätte, vielmehr bestand das ganze Blastoderm aus lockerer oder dichter gefügten Furchungskugeln und aus weiter nichts. Auch von Verbindungen der Keimhaut mit den tieferen Theilen, d. h. mit dem weißen Dotter, oder von dem Vorkommen von besonderen »Keimfortsätzen« (Waldeyer) im weißen Dotter wurde nichts wahrgenommen, mit einziger Ausnahme dessen, was während der ganzen Furchung sich findet, wie Götte und ich dies schon lange betonen (siehe meine Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl., p. 75), dass keine scharfe Grenze zwischen dem sich furchenden Keime und dem weißen Dotter sich findet und sowohl die Furchungssegmente als auch viele tief gelegene Furchungskugeln an ihrer einen Seite mit noch ungefurchtem Dotter zusammenhängen. Dies ist die einzige Beziehung zwischen dem Blastoderm und dem weißen Dotter, die ich anzunehmen vermag und schon lange annehme, doch ist mit dieser Annahme keine direkte Betheiligung des weißen Dotters an der Zellenbildung in der Keimhaut aufgestellt, sondern nur ein Übergreifen der Furchung auch auf gewisse Theile des weißen Dotters, oder mit anderen Worten der Mangel einer ursprünglichen Abgrenzung zwischen dem Bildungsdotter und Nahrungsdotter nachgewiesen.

Ist der Keimwulst des eben gelegten unbebrüteten Eies ein Theil des Blastoderms, so gilt dasselbe auch von dem Keimwulste des bebrüteten Eies. Mit der Bebrütung, ja oft schon vorher, bildet sich das untere Keimblatt aus, so jedoch, dass dasselbe noch längere Zeit mehrschichtig ist und theils über sich, theils unter sich Elemente enthält, die noch keinem der beiden Keimblätter sich angereiht haben. Ich bin der Ansicht, dass diese von fast allen Autoren gesehenen und oft abgebildeten Elemente später alle theils dem mittleren Theile des Entoderms, theils dem Keimwulste einverleibt werden, bis am Ende das Blastoderm zweiblätterig wird, wie es unmittelbar vor der Bildung des Primitivstreifens erscheint. Ich kann daher die Annahme, dass ein Theil dieser Elemente an der Mesodermbildung sich betheilige (Peremeschko, Balfour, Foster) oder von Hause aus einen peripherischen, vom unteren Keimblatte abstammenden Theil des Mesoderms darstelle (Balfour, Foster, His), nicht für begründet erachten.

Der Keimwulst wird mit der Bebrütung dadurch, dass in seinen

Elementen nach und nach große dunkle Kugeln sich entwickeln, so in seinem Aussehen verändert, dass seine Zellen später nur noch schwer sich erkennen lassen, und dies ist auch der Grund, warum über die Zusammensetzung desselben so verschiedenartige Anschauungen aufgetaucht sind. Verfolgt man jedoch den Keimwulst Schritt für Schritt, so findet man, dass derselbe keine weitere Veränderung gegen früher erleidet, als dass seine Elemente größer werden und die großen Inhaltskugeln in sich entwickeln, durch welche die Kerne und Zellgrenzen verdeckt werden. Mit Bezug auf Weiteres, namentlich auch die Deutung dieser Kugeln und den Nachweis der Zellen des Keimwulstes, verweise ich auf meine Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl., p. 176, und bemerke hier nur noch, dass das, was His Protoplasmafortsätze des Keimwalles nennt, für mich die kernhaltigen Protoplasmareste der Furchungskugeln oder Zellen des Keimwulstes sind, die natürlich ein scheinbares Maschennetz bilden, wenn einmal die großen Inhaltskugeln in den Zellen sich entwickelt haben. Für die Annahme einer Zellenbildung aus diesen Inhaltskugeln — mögen dieselben nun aus dem weißen Dotter eingewandert sein oder in den Keimwulstzellen sich gebildet haben — fehlt mir jeder Anhaltspunkt [1].

An diesem Punkte angelangt scheint es mir nun doch angezeigt zu betonen, dass His von seinem strengen früheren Standpunkte in Manchem zurückgegangen ist und sich anderen Forschern mehr genähert hat. In den »Untersuchungen« lässt His (p. 75) von der unteren Fläche des äußeren Keimblattes im Bereiche der Area opaca »subgerminale« Fort-

[1] Am 23. December, als eben dieses Manuskript zum Drucke abgehen sollte, erhielt ich Gasser's Mittheilung, betitelt: »Der Parablast und der Keimwall der Vogelkeimscheibe« in den Marburger Sitzungsberichten, Nr. 4, 1883, und füge ich in Betreff dieser Notiz Folgendes bei: 1) Gasser beschreibt keinen Parablasten im Sinne von His, sondern nennt »Parablasten« gewisse Elemente der Keimscheibe, deren nähere Charakteristik nicht gegeben, und deren Bedeutung und Entwicklung auch nicht geschildert ist. Meiner Meinung zufolge lässt es sich wohl kaum rechtfertigen, dasselbe Wort für zwei ganz verschiedene Dinge zu brauchen. Im Übrigen scheint Gasser unter seinen Parablasten einfach tiefste Furchungskugeln von geringerer Größe zu verstehen, die mehr oder weniger tief im unterliegenden Dotter lagern, wie solche schon längst von Götte und mir beschrieben wurden (meine Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl., p. 75). 2) Wenn Gasser an den großen Furchungskugeln das Vorkommen von Kernen bestreitet, weil dieselben durch Tinktionsmittel nicht vortreten, so scheint mir dieser Schluss gewagt, indem, wie ich oben (p. 183) erwähnte, diese Kerne sehr schwer zur Anschauung kommen. 3) Was Gasser in dieser neuen Mittheilung über eine Vermischung des Keimwulstes mit dem Dotter und eine Betheiligung des ersteren an der Mesodermbildung vorbringt, erscheint mir auch nicht so beweisend, dass es mich veranlassen könnte, meine alten Darstellungen umzuändern.

sätze abgehen, die eine mehr oder minder zusammenhängende Lage bilden, dann mit Sprossen zwischen den weißen Zellen des Keimwalles sich hindurch drängen, um an dessen innerer Grenzfläche wiederum eine zusammenhängende Schicht von Anfangs kugeligen, später der Fläche nach sich vereinigenden Elementen zu bilden. Die weiße Dottermasse des Keimwalles ist somit zwischen zwei Schichten archiblastischer Zellen eingeschlossen, welche unter einander durch ein mehr oder minder entwickeltes Zwischengerüst verbunden sein können. Von dem so gebildeten Keimwalle löse sich später eine aus weißen Dotterelementen gebildete Zellenlage, das Gefäßblatt, ab, dagegen erfährt man nicht, wie die archiblastischen Zellenlagen des Keimwalles zu diesem Blatte sich verhalten.

Im »Keimwalle des Hühnereies« (Zeitschr. für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1876, p. 274) wird diese Darstellung kurz wiederholt, doch betont His hier die archiblastischen Zellen des Keimwalles weniger, sondern spricht mehr von »archiblastischem Protoplasma«, das den weißen Dotter durchwuchere und auch Kerne wahrnehmen lasse; doch soll dieses Protoplasma auch »Kerne und Körner« aus zerfallenen weißen Dotterkugeln enthalten. Ferner wird über die Endschicksale des archiblastischen Protoplasma des Keimwalles gesagt, dasselbe gewinne später an Mächtigkeit, gliedere sich in einzelne Zellenterritorien und bilde zugleich mit der Entstehung des Gefäßblattes aus den weißen Dotterkugeln das demselben von unten anliegende entodermatische großzellige Epithel (Dottersackepithel, H. Virchow).

Ein Jahr später, in den »Neuen Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryo« (l. c. 1877, p. 112) tritt eine Wendung in der Darstellung von His auf. Hier sagt er (p. 136): »Nach dem, was ich an einem anderen Orte festgestellt habe, ist die fragliche, der Zellengrenzen entbehrende Schicht (es ist der Keimwall gemeint) ein Gemenge von weißen Dotterbestandtheilen und von echtem Keimprotoplasma, und sie ist dadurch entstanden, dass die Zellen der unteren Keimschicht zunehmende Mengen weißen Dotters, und zwar nicht allein zerfallene Dotterbestandtheile, sondern auch ganze Dotterkugeln in sich aufgenommen haben und dann weiterhin unter Verwischung ihrer äußeren Grenzen in einander geflossen sind.« Die oben gesperrt gedruckten Worte stellen eine solche Annäherung an das von mir geschilderte Verhalten des Keimwulstes dar, dass eigentlich jede wesentliche Differenz wegfällt. Dafür, dass ich mich in dieser Annahme kaum täusche, dient auch das als Beweis, dass His in seiner Fig. 10 (im Texte aus Versehen als Fig. 9 bezeichnet) in der Keimwallgegend eine Verdickung des unteren Keimblattes mit großen runden

Zellen darstellt, die er als durch Aufnahme von Keimwallbestandtheilen stark geschwellt bezeichnet, und ferner in der Fig. 9 diese Zellen als in einander geflossen beschreibt und so abbildet, wie sonst seinen Keimwall. Somit ist hier der Keimwall als ganz aus archiblastischem Gewebe bestehend aufgefasst, nur dass dessen Zellen weißen Dotter aufgenommen haben.

In seiner neuesten Veröffentlichung endlich vom Jahre 1882 (Die Lehre vom Bindesubstanzkeim [Parablast] in: Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1882, p. 62) geht His auf der einen Seite noch mehrere Schritte weiter und kehrt doch auf der anderen Seite wieder zu seinen ersten Auffassungen zurück. So finde ich in diesem Aufsatze wieder die Annahme (p. 68, 83), dass im Keimwalle parablastische Elemente (weißer Dotter) von archiblastischen umwachsen werden, und scheint His ganz übersehen zu haben, dass er im Jahre 1877 beschrieben und abgebildet hat, wie in der Keimwallgegend archiblastische Elemente weißen Dotter in ihr Inneres aufnehmen und dann mit einander verschmelzen. Auf der anderen Seite wird im »Parablast« zugegeben (p. 78), dass die dunklen Inhaltskörper der weißen Dotterzellen »nicht ohne Weiteres als Kerne aufgefasst werden können«, und dass man vom Namen Kern keinen Gebrauch mehr machen dürfe, wenn nicht im Innern der betreffenden Theile die ganz bestimmten Strukturen vorkommen, deren Vorhandensein in Kernen man durch neuere Untersuchungen kenne. Ferner will jetzt His die Entstehungsgeschichte des Nebendotters (Nahrungsdotters) bei Seite lassen, da sie mit der Hauptfrage in keiner direkten Beziehung stehe. In Betreff dieser bittet His zu beachten, dass der principielle Schwerpunkt der Entscheidung, von histologischer Seite genommen, nicht darin liegt, ob die Bindesubstanzanlage aus dem gefurchten oder dem ungefurchten Keime stammt, sondern darin, ob sie überhaupt unter anderen Bedingungen entsteht, als die Anlagen der übrigen Theile (p. 70). Weiter zählt dann His sein Gefäßblatt zum Mesoderm, an welchem ein axialer und ein peripherischer Abschnitt unterschieden wird. An der Bildung des peripherischen Mesoderms participire bei den Wirbelthieren von den Vögeln abwärts der Dotter, daher man auch von einem »parablastischen Mesodermantheil« reden könne, doch sei es noch nicht möglich, ein einheitliches Bild von der Entstehungsgeschichte der parablastischen Zellen zu entwerfen und trete als gemeinsame Erscheinung bei derselben für einmal nur die Konkurrenz von Dotterkörpern und von Protoplasma entgegen. Was dieser dunkle Satz eigentlich besagen soll, ist mir nicht klar, wenn er nicht einen Rückzug deckt, wie Waldeyer annimmt, auf jeden Fall aber scheint mir das Facit aus allen den angeführten älteren und neue-

ren Äußerungen von His das zu sein, dass er in Betreff der direkten Betheiligung des weißen Dotters an der Zellenbildung schwankend geworden ist, dagegen nach wie vor einen besonderen Theil des Keimes als Primitivorgan für die Bildung des Blutes der Gefäße und der Bindesubstanz annimmt, der nun als Theil des Mesoderms angesehen wird.

Ich wende mich nun zu der schon oben erwähnten neuen Auffassung von Waldeyer. Dieser Forscher stimmt, wie wir sahen, darin mit His überein, dass er ein besonderes Primitivorgan für die Bindesubstanzen, das Blut und die Gefäße annimmt und für dasselbe die Namen von His »Parablast, Nebenkeim« braucht, geht dagegen in so fern seinen eigenen Gang, als er diesen Nebenkeim aus demselben Materiale wie den Hauptkeim entstehen lässt. Die näheren Vorgänge hierbei schildert Waldeyer folgendermaßen. In erster Linie nimmt derselbe in der Gegend des Keimwalles Protoplasmafortsätze wie His an. In diesen sollen nach abgelaufener Furchung Kerne auftreten, welche auf die Kerne der zuletzt in den Randschichten des Keimes auftretenden Furchungsabschnitte zurückgeführt werden, die schließlich auch auf die Protoplasmafortsätze des Keimwalles übergreifen und mit diesen zusammen Zellen bilden, die eben die »sekundären Furchungszellen« von Waldeyer sind. Ich bedauere auch dieser Darstellung nicht beipflichten zu können, indem ich überhaupt keine Protoplasmafortsätze im Keimwalle oder Keimwulste anzunehmen vermag. Meiner Meinung zufolge war Disse, Waldeyer's Schüler, der Wahrheit am nächsten, als er den Randwulst des gefurchten Keimes ursprünglich nur als aus Furchungszellen bestehend ansah, zwischen welche dann später mit der Bebrütung Dotterelemente hineingelangten. Würde er statt dessen gesagt haben »in welche«, so würde dies vollständig mit meinen Behauptungen und auch — wie wir oben sahen — mit denen von His vom Jahre 1877 stimmen.

Der letzte Autor, der die hier berührten Fragen bespricht, ist Rauber (Die Entwickl. der Gewebe des Säugethierkörpers und die histologischen Systeme in den Berichten der naturf. Gesellsch. zu Leipzig, 1883). Derselbe geht, ohne jedoch ins Einzelne einzutreten, wie ich und Waldeyer davon aus, dass bei den Wirbelthieren, vor Allem bei den Vögeln und Säugethieren, kein Theil des ungefurchten Dotters in die Bildung des Keimes eingehe, und dass somit die Unterscheidung eines Archiblastes und Parablastes unstatthaft sei. Auf der anderen Seite schließt sich aber Rauber doch an His an, indem auch er, eben so wie Waldeyer, ein besonderes Primitivorgan für die Entstehung der Bindesubstanzen, der Gefäße und des Blutes annimmt, für das er den Namen Desmalblatt oder Desmoblast vorschlägt. Über die Frage, wie

dieses Desmalblatt entstehe, welche Beziehungen dasselbe zu den übrigen Lagen des Keimes besitze, fehlen jedoch genauere Darstellungen und tragen Rauber's Schilderungen in dieser Beziehung ganz das Gepräge des Aphoristischen.

Nachdem im Vorigen die Frage nach der Bildung des Keimes der Säugethiere und Vögel dahin erledigt wurde, dass derselbe einzig und allein aus Furchungszellen ohne direkte Betheiligung von Nahrungsdotter, wo ein solcher vorhanden ist, entsteht, ist es nun an der Zeit der Hypothese von dem Vorkommen eines besonderen »Gefäßblattes«, eines »Bindegewebskeimes«, eines »Desmalblattes« näher zu treten, welche auch in dem Falle ihre Berechtigung hat, wenn kein Theil des Nahrungsdotters an der Zellenbildung Antheil nimmt.

Mein Standpunkt in dieser Angelegenheit ist ein demjenigen von His, Waldeyer und Rauber in Vielem ganz entgegengesetzter, und erlaube ich mir in erster Linie die Sätze, die ich für die Vögel und Säugethiere zu vertheidigen beabsichtige, kurz vorzuführen. Es sind folgende:

1) Es giebt keine besondere Keimschicht, keine abgegrenzte Region im Keime, kein Primitivorgan, das nur Gefäße, Blut und die Bindesubstanzen lieferte.

2) Die genannten Theile entstehen im Mesoderm, das außer denselben auch noch das gesammte Muskelgewebe und die Urnieren und den Geschlechtsapparat erzeugt.

3) Das Blut und die Gefäße nehmen ihren Ursprung in den peripherischen Theilen des Keimes (in der Area opaca, zum Theil auch in der Area pellucida) und wachsen die Gefäße als Endothelröhren von hier aus in den Embryo hinein, in welchem in den ersten Zeiten keinerlei selbständige Gefäßbildung statt hat.

4) Die Bindesubstanz und das Bindegewebe im weitesten Sinne hat seine Bildungsstätte in allen Primitivorganen des Mesoderms (in den Urwirbeln, der Hautplatte, der Darmfaserplatte) und entsteht unabhängig von den Gefäßen.

Zur Begründung dieser Sätze übergehend bespreche ich zuerst die Frage, ob ein besonderes Gefäßblatt anzunehmen sei oder nicht. In der zweiten Auflage meiner Entwicklungsgeschichte habe ich in aller Ausführlichkeit nachgewiesen (p. 158—180, § 15), dass die Gefäße und das Blut in der Area opaca innerhalb des Mesoderm sich bilden, und zwar in erster Linie innerhalb der tieferen Lage desselben, die später als Darmfaserplatte erscheint. His lässt in seinen früheren Mittheilungen das Gefäßblatt als eine ganz selbständige Bildung vom Keimwalle sich

ablösen, ganz und gar zu Gefäßröhren und Blutzellen sich gestalten, und erst am inneren Rande der Area opaca mit den Seitenplatten (Muskelplatten, His) in Verbindung treten (Untersuchungen, p. 95 und fg.). Ich dagegen finde von einem solchen selbständigen Gefäßblatte keine Spur und habe auch schon lange beschrieben, dass die Lücken zwischen den ersten Gefäßen, die sogenannten Substanzinseln, gleichzeitig mit der Bildung der Gefäße ein einfaches, aus anastomosirenden sternförmigen Zellen bestehendes Gewebe (einfache Bindesubstanz) darbieten, welche Bindesubstanz sicherlich nicht aus den Gefäßen, sondern gleichzeitig mit ihnen entstanden ist. Von einer Abgrenzung der Seitenplatten von der gefäßbildenden Lage der Area opaca ist ebenfalls nie eine Spur zu sehen, und so sehe ich mich genöthigt, in allen Beziehungen eine andere Anschauung zu vertheidigen als His. Ich weiß nun übrigens nicht, ob His noch geneigt ist, eine scharfe Trennung des Gefäßblattes vom peripherischen Theile des Mesoderms festzuhalten, und ist es nach seinen letzten Darstellungen (Parablast, 1882), in denen er von einem parablastischen Mesodermantheile und von einer Betheiligung des peripherischen Mesoderms an der Gefäßbildung spricht (p. 83), leicht möglich, dass unsere Auffassungen sich jetzt näher stehen als früher. Was Waldeyer anlangt, so geht er auf die Frage der ersten Entstehung des von ihm angenommenen Gefäßblattes gar nicht näher ein, beruft sich einfach auf His und Disse und würdigt meine entgegenstehenden Schilderungen keiner Besprechung (l. c. p. 26).

Bei so mannigfachen Abweichungen von den Annahmen hochgeehrter, hervorragender Forscher und Freunde gereicht es mir zu großer Befriedigung in einem anderen sehr wichtigen Punkte mich mit denselben im Einklange zu wissen. Es ist dies die Frage nach der Weiterbildung der ersten, in der Area opaca entstandenen Gefäße. Bekanntlich hat His zuerst es ausgesprochen, dass in jungen Embryonalanlagen keine Gefäße selbständig entstehen, dass dieselben vielmehr als einfache Endothelröhren vom Gefäßhofe aus in den embryonalen Leib hineinwachsen und dass einzig und allein die äußere Wand des Herzens (mit Inbegriff derjenigen der primitiven Aorta und der letzten Enden der Venae omphalo-mesentericae) im Embryo selbst aus der Darmfaserplatte entstehen. Dieser Nachweis ist eine der glänzendsten Entdeckungen, die His auf dem Gebiete der Embryologie gelungen sind, und habe ich mich schon in meiner Entwicklungsgeschichte ganz an denselben angeschlossen, wenn ich auch anerkennen musste, dass im Einzelnen noch manche Beziehungen genauer zu ermitteln seien. In derselben Weise hat sich auch Waldeyer ausgesprochen und ist somit — da entgegen-

gesetzte Annahmen bisher nicht aufgetaucht sind — in einem sehr wichtigen Punkte eine Übereinstimmung erzielt.

Die Frage, wie Blutzellen und Gefäße bei älteren Embryonen und in der nachembryonalen Zeit sich bilden, hängt zwar mit der Frage nach einem Gefäßblatte nicht unmittelbar zusammen, ist aber doch von großem Belange. Es handelt sich darum, zu wissen, ob alle späteren Blutzellen von den in der Area opaca zuerst gebildeten abstammen, und ob alle späteren Gefäße direkte Abkömmlinge der ersten Gefäße sind. Ich glaube diese Frage verneinen zu müssen, doch ist hier nicht der Ort auf diese schwierige Erörterung näher einzugehen. Ich bemerke daher in Betreff der Blutzellen nur, 1) dass Embryonen von Säugethieren und Vögeln zu einer gewissen Zeit nur rothe Blutzellen enthalten und daher nicht daran zu denken ist, die farblosen Blutzellen, die beim Hühnchen am sechsten Tage, bei Säugern zugleich mit der Entwicklung der Leber, auftreten, von denselben abzuleiten, 2) dass eine Blutzellenbildung, wie in der Area opaca, in späteren Zeiten nicht mit Sicherheit beobachtet ist und 3) dass eine Bildung von rothen Blutzellen aus farblosen Elementen bei älteren Embryonen, bei jungen und bei ausgebildeten Geschöpfen mit Sicherheit gesehen ist. Und was die Gefäße anlangt, so ist sicher, dass dieselben später nicht nur von sich aus weiter wuchern, sondern auch unter Mitbetheiligung von Bindegewebszellen des umliegenden Gewebes sich verlängern, wie ich dies schon vor langer Zeit für die Schwänze von Batrachierlarven nachgewiesen.

Ich komme nun zu der sehr wichtigen Frage der Entstehung der Bindesubstanzen und habe in erster Linie einige Bemerkungen über den Mesoblasten vorauszuschicken, welcher meiner Meinung zufolge dieses Gewebe erzeugt. Nachdem meine Behauptung, dass bei den Vögeln und Säugethieren das mittlere Keimblatt aus dem äußeren Keimblatte hervorgehe, lange Zeit mehr Gegner als Freunde gefunden hatte, fängt dieselbe nach und nach an, sich einer größeren Anerkennung zu erfreuen. Zu gleicher Zeit ist jedoch die Ansicht aufgetaucht (Balfour, Vergleichende Embryol. II. p. 137 fg., 197 fg.; His, Neue Untersuchungen, 1877 und Parablast, 1882; Gasser, Primitivstreifen; Heape, Proc. Royal Soc. 1881 p. 190), dass nur ein Theil des Mesoblasts im Bereiche des Primitivstreifens aus dem Ektoblast, ein anderer Theil aus dem inneren Keimblatte abstamme und wird nun diesem zufolge der Mesoblast nicht mehr als ein einfaches Primitivorgan oder Keimblatt bezeichnet, vielmehr ein axialer und ein peripherer Theil an demselben unterschieden (His)[1]. Ich bedauere auch dieser

[1] In einer eben erhaltenen sehr dankenswerthen Abhandlung über die erste

Auffassung nicht beipflichten zu können und nach wie vor behaupten zu müssen, dass das gesammte mittlere Keimblatt aus dem Primitivstreifen hervorgeht. Ich habe beim Kaninchen diese Verhältnisse so sorgfältig geprüft, dass ich glaube, meiner Sache sicher zu sein, doch will ich auf Täuschungsquellen aufmerksam machen, die manche entgegenstehende Auffassung zu erklären geeignet sind. Erstens ist beim Kaninchen der junge Mesoblast namentlich in seinen Randtheilen so locker gebaut (s. meine Keimblätter des Kaninchens, Taf. III, Fig. 27), dass es sehr begreiflich ist, dass an feinen Schnitten nicht alle Zellen desselben unter einander in Verbindung stehen (l. c. Fig. 39, 45, 46). Zweitens wächst beim genannten Thiere der Mesoblast von dem Primitivstreifen mit zwei seitlichen Platten nach vorn aus, während in der Achse diese Schicht ganz fehlt und können diese seitlichen Theile leicht als mit dem übrigen Theile der Haut nicht in Verbindung stehende Abschnitte angesehen werden (siehe meine Fig. 46, 47). Drittens gliedert und ordnet sich beim Hühnchen die tiefere Lage der Furchungskugeln oft so langsam, dass, nachdem schon eine deutliche Lage von platten Entoblastzellen da ist, doch noch über und unter denselben eine Zeit lang Zellen sich erhalten, von denen die ersteren als mesoblastische angesehen werden könnten. So viel ich gesehen, ordnen sich jedoch diese Elemente stets vor der Bildung des Primitivstreifens und reihen sich dem Entoblasten an, so dass, wenn die Mesoblastbildung beginnt, das Blastoderm überall zweischichtig ist. Für mich giebt es somit nur einen Mesoblasten, eben so wie für O. Hertwig (Mittl. Keimblatt).

In Betreff der Verwendung des Mesoblasts für die Bildung der Organe und Gewebe galt lange Zeit die Lehre von Remak, dass aus demselben das Muskelgewebe, die Bindesubstanzen, das peripherische Nervensystem, die Gefäße, mit Ausnahme derer des centralen Nervensystems, die Blutgefäßdrüsen, die Urnieren und die Geschlechtsdrüsen hervorgehen. Nach und nach wurden dann aber immer mehr von

Entwicklung des Schafembryo spricht sich auch Bonnet für eine doppelte Entstehung des Mesoblasts aus. Ich vermisse jedoch den bestimmten Nachweis einer selbständigen Entwicklung des sogenannten peripheren Mesoblasts, da derselbe ja mit dem hinteren Ende des Primitivstreifens in Zusammenhang stand. Wenn Bonnet ferner bemerkt, dass sich nirgends ein Anhaltspunkt für eine ektoblastische Herkunft des peripheren Mesoblasts ergeben habe, so scheint er zu übersehen, dass ich das mittlere Keimblatt ganz und gar vom Primitivstreifen ableite und selbständig zwischen Ekto- und Entoblast hineinwuchern lasse. Wenn meine Deutung richtig ist, so findet sich beim Schafe eine noch merkwürdigere Entwicklung der beiden Seitentheile des Mesoblasts als beim Kaninchen, indem dieselben anfänglich nur von dem hintersten Ende des Primitivstreifens ausgehen.

diesen Organen anderen Keimblättern zugewiesen (siehe oben), bis am Ende für den Embryologen, der hier am meisten umgestaltend auftrat, für His, nur noch das Muskelgewebe, die Urnieren und die Geschlechtsdrüsen beim Mesoblasten verblieben und vor Allem die Bindesubstanzen ausgeschaltet und dem Gefäßblatte, dem Parablasten zugewiesen wurden, eine Auffassung, der schon seit Langem W. Müller und neulich auch Waldeyer und Rauber ihre Zustimmung gegeben haben. Geht man auf die Thatsachen ein, auf welche diese neue Lehre sich gründet, so findet man ungemein wenig Bestimmtes, Sicheres, Beweisendes und erlaube ich mir hier offen zu erklären, dass es auf mich schon seit Langem einen überraschenden Eindruck gemacht hat und noch macht, wahrzunehmen, auf welcher schmalen Basis die so tief einschneidende Hypothese von dem Entstehen aller Bindesubstanzen und der Organe dieses Gewebes aus den ersten Gefäßanlagen sich aufbaut. Zum Beweise dessen sollen hier die Vertreter dieser Annahme einzeln aufgeführt werden und bemerke ich vorher nur noch, dass beim Nachweise der Richtigkeit der neuen Hypothese zweierlei aus einander zu halten ist. Erstens muss gezeigt werden, in welcher Weise das Blut und die ersten Gefäße die Bindesubstanzen und deren Organe liefern und zweitens ist der Nachweis zu geben, was aus den embryonalen Primitivorganen wird, aus denen seit v. Baer, Rathke, Bischoff, Reichert, Remak und mir die große Mehrzahl der Forscher die Bindesubstanzen entstehen lassen, als da sind die unteren Theile der Urwirbel, die Hautplatte und die Darmfaserplatte. Sehen wir nun zu, wie diesen Anforderungen entsprochen worden ist.

Bei His finden sich mit Bezug auf den ersten Punkt in den »Untersuchungen« an vielen Orten (p. 41, 109, 121, 141, 166, 172, 173, 174) mehr oder weniger ausführliche Andeutungen und auf p. 175 bis 179 und p. 200—204 zusammenhängende, ins Einzelne gehende Darstellungen. Der Grundgedanke von His ist der, dass die Endothelröhren der Gefäße, nachdem sie erst durch zellenhaltige Sprossen neue Gefäße erzeugt, aus eben solchen Sprossen Bindesubstanz liefern, indem die so entstandenen Bindegewebszellen auch eine Zwischensubstanz abscheiden. Dieses neu gebildete Gewebe erscheint entweder als eine zusammenhängende Masse, wie z. B. da, wo die häutige Wirbelsäule entsteht, oder es durchwachsen die Sprossen der Endothelröhren archiblastische Theile, wie die Muskelplatte, die Hautplatte, die Darmfaserplatte. So entsteht ein »gemischtes Gewebe, in welchem die Sonderung archiblastischer und parablastischer Elemente während einiger Zeit sehr schwer fällt. Dann aber wird — — — wieder eine bestimmte Scheidung der Schichten erkennbar« (His, l. c. p. 172). Und p. 176 heißt

es: »Das vorübergehende Resultat der Durchwachsung ist die Herstellung eines Zellengemenges, welches optisch nur schwer entwirrbar ist. Als bleibendes Resultat der Durchwachsung ergeben sich die Gefäßgerüste und Bindegewebsscheiden der Muskeln, Nerven und Ganglien, die bindegewebigen Grundlagen der Haut und der Schleimhäute und die serösen Membranen.« In Betreff der histologischen Verhältnisse bei diesen Vorgängen finde ich bei His nur eine Bemerkung (p. 201, Anm.): »Wenn ich in obiger Darstellung die Vegetation parablastischer Zellen von den Gefäßwandungen (hierunter versteht His die primitiven Endothelröhren) ausgehen lasse, so soll dadurch die Frage nicht präjudicirt werden, ob die fraglichen Zellen aus dem Inneren der Gefäße hervorgetreten, ob sie längs der Gefäße fortgewandert, oder ob sie endlich durch Proliferation der Wandzellen entstanden sind. Wanderzellen spielen unzweifelhaft bei der Entwicklung des Nebenkeimes eine große Rolle, aber kaum die einzige.«

Das Angeführte wird genügen, um Jedem eine genaue Vorstellung von der Art und Weise zu geben, wie His die Betheiligung der Gefäße an der Bildung der Bindesubstanz sich denkt. Unzweifelhaft kann man die Vorgänge so sich denken und ist auch sicher, dass, wie man aus älterer und neuerer Zeit weiß, Bindesubstanz mit und ohne Gefäße in andere Organe und Gewebe (centrales Nervensystem, Retina, periphere Nerven, Knorpel) hineinwuchert, allein die Frage ist die, ob das, was His annimmt, auch durch die Beobachtung gestützt wird. Und da muss ich denn offen bekennen, dass ich in allen Arbeiten von His nirgends eine bestimmte Beschreibung und Abbildung der von ihm angenommenen Wucherungen von Seiten der endothelialen Gefäßröhren finde, denn die von ihm herbeigezogenen Fig. 5 und 6 seiner Taf. IX, welche feine Ausläufer der Aortenwand zur Chorda dorsalis darstellen sollen, können doch nicht als Beweise gelten. In Fig. 5 hat die eine Aorta ein feines Spitzchen, das weit von der Chorda absteht und nur sehr gesucht zu derselben in Verbindung gebracht werden kann, und in Fig. 6 können die dünnen Ausläufer der Aorten ganz gut als Theile der Zwischensubstanz des Gefäßblattes angesehen werden. Außerdem haben in diesem Schnitte auch die Urwirbel deutliche Ausläufer zur Chorda, eben so noch deutlichere in der Fig. 7. Wenn so mächtige Ansammlungen von Bindesubstanz, wie die der häutigen Wirbelsäule, der Schädelanlage, der Extremitäten, aus Wucherungen des Gefäßendothels sich hervorbildeten, so müsste, behaupte ich, davon etwas zu sehen sein, und könnte der Beginn und die allmähliche Weiterentwicklung dieser Wucherungen an feinen Schnitten dem Blicke sich nicht entziehen. Lassen sich doch viel feinere Vorgänge, wie die Entstehung und Weiter-

bildung der Spinalganglien, der motorischen Wurzeln, des Urnierenganges, der Urnierenblasen, Schritt für Schritt verfolgen. Man wird es daher nicht unbegreiflich finden, wenn ich an eine Hypothese von einer solchen Tragweite wie die von der Entstehung aller Bindesubstanzen aus den Endothelien der ersten Gefäßröhren, die Anforderung stelle, dass sie auch die entsprechenden thatsächlichen Nachweise liefere.

His hat auch, wie oben angeführt wurde, den Gedanken ausgesprochen, dass Wanderzellen bei der Entwicklung des Nebenkeimes, i. e. der ersten Bindesubstanz, eine große Rolle spielen. Mir ist jedoch nicht bekannt, dass Wanderzellen (lymphoide Zellen) bei jungen Embryonen zur Zeit der ersten Entwicklung der Bindesubstanz gesehen worden wären. Ja man weiß nicht einmal mit Sicherheit, wann die ersten farblosen Blutzellen, die doch wohl His unter dem Namen Wanderzellen versteht, auftreten; immerhin spricht das, was bekannt ist, nicht gerade im Sinne von His. Nach Remak (Untersuchungen, p. 63) verwandeln sich beim Hühnchen die wenigen farblosen körnigen Bildungszellen der Blutzellen, welche noch am Schlusse des zweiten Tages vorhanden waren, am dritten Tage in gefärbte und am vierten und fünften Brüttage gelingt es kaum im Blute eine farblose Zelle zu finden. Daher ist der fünfte Tag ausgezeichnet durch das Fehlen von farblosen Zellen. Am Schlusse des fünften oder zu Anfang des sechsten Tages erscheinen dann wieder zahlreiche farblose Zellen im Blute von unbekannter Herkunft, die viel kleiner sind als die ersten Blutbildungszellen, aber doch in gefärbte Zellen übergehen. Weitere Beobachtungen über das Auftreten farbloser Zellen geben Remak vom Frosche (l. c. Anm.) und Reichert und ich von Säugern (meine Gewebelehre, 5. Aufl., p. 637).

Von den anderen Embryologen, die die Bindesubstanzen aus den ersten Gefäßanlagen hervorgehen lassen, W. Müller, Waldeyer und Rauber, haben nur die ersten Andeutungen über die Art dieses Geschehens gemacht. W. Müller lässt die Bindesubstanz der Wirbelanlagen, des Schädels und der Hirnhäute von den bindegewebigen Adventitien der primitiven Arterien ausgehen (Jenaische Zeitschr., Bd. VI, 1871, p. 417), und Waldeyer leitet die Bindesubstanzanlagen von den embryonalen Blutzellen ab (l. c. p. 26). Beide Autoren geben über das Nähere der hierbei stattfindenden Vorgänge keine Aufschlüsse und vermag ich daher auf die Angaben derselben auch kein größeres Gewicht zu legen. Gegen W. Müller bemerke ich noch insbesondere, dass beim Hühnchen zur Zeit, wo die Wirbelbildung sich einleitet, die Aorten noch gar keine Adventitien haben. Derselbe müsste somit auf jeden Fall an die Stelle dieses Ausdruckes den der »Endothelien« setzen.

Wir wenden uns zweitens zu der Frage, was nach den Vertretern

der Annahme eines besonderen Bindegewebskeimes oder eines desmalen Blattes, aus den embryonalen Primitivorganen wird, aus denen die Embryologen bisher das Bindegewebe entstehen ließen.

W. Müller, Waldeyer und Rauber hüllen sich in dieser Beziehung in gänzliches Stillschweigen und ist W. His der Einzige, bei dem sich bestimmte Angaben finden. Nach diesem Autor gehen hervor:

1) Aus dem Theile der Urwirbel, der nicht zur Bildung der Muskelplatte (Muskeltafel) verwendet wird:

a) die Ganglien des Grenzstranges des Sympathicus und der visceralen Geflechte (l. c. p. 119, 170; man vergleiche übrigens auch p. 157),

b) der Wolff'sche Gang (p. 119),

c) die Querkanälchen der Urnieren (p. 166),

d) wahrscheinlich die bleibenden Nieren (p. 171),

e) die muskulöse Wand der Aorta (Taf. IX, Fig. 4; p. 110, 112, 118, 165);

2) aus den Hautplatten die parietale quergestreifte Muskulatur des Rumpfes (p. 118, 173);

3) aus den Mittelplatten und den Darmfaserplatten die quergestreifte und glatte Muskulatur des Herzens und des Darmes und die Epithelien der Geschlechtsdrüsen.

Erwägt man diese Darstellung genauer, so ergeben sich mannigfache Bedenken.

ad 1a war man allerdings zur Zeit, wo His schrieb, über die Herkunft des Sympathicus nicht im Klaren, dagegen kann es jetzt wohl als ausgemacht angesehen werden, dass auch dieser Theil des Nervensystems aus dem Ektoderm abstammt und fällt somit diese Verwendung der Urwirbel weg;

ad 1b ist zu bemerken, dass eine Ableitung des Urnierenganges aus den Seitenplatten wahrscheinlicher ist als eine solche aus den Urwirbeln (siehe meine Fig. 87, 106, 107, 188, 197), und dass auch die Abbildungen von His (Taf. VIII, Fig. IV 1, Taf. IX, Fig. 5, 6, 7) eher für diese Ansicht sprechen. Übrigens scheint His mit Bezug auf diese und die nächste Frage in neuerer Zeit zweifelhaft geworden zu sein (Parablast, 1882, p. 105);

ad 1c gilt dasselbe (siehe meine Fig. 123, 124);

ad 1d lehren die neueren Erfahrungen über die Entwicklung der Nieren, dass dieselben ganz unabhängig von den Urwirbeln sich entwickeln;

ad 1e endlich ist zu bemerken, dass es doch wohl sehr gewagt ist, aus der Fig. 4 auf Taf. IX den Schluss abzuleiten, dass die musku-

löse Wand der Aorten von den Urwirbeln aus sich bilde. Zuerst wäre doch wohl zu zeigen, zu welcher Zeit Aorten von Embryonen ihre glatten Muskeln erhalten, worüber gar nichts bekannt ist. Außerdem bemerke ich, dass Hühnerembryonen vom dritten Tage, älter als der von His abgebildete, zur Zeit, wo die Urwirbelbildung im Gange ist, die Aorta nur aus einem Endothelrohr gebildet zeigen und erst am vierten und fünften Tage an diesem Gefäße eine dünne Adventitia erkennen lassen, in der keine Muskelzellen wahrzunehmen sind.

Diesem zufolge muss ich den Versuch von His nachzuweisen, dass aus den Urwirbeln, nach Abzug der Muskelplatte, irgend welche sogenannte archiblastische Gewebe und Organe hervorgehen, als missglückt erachten. Aber selbst, wenn His mit der Ableitung der Wolff'schen Gänge und Urnierenkanälchen Recht hätte, so wäre hiermit doch nur für einen sehr kleinen Theil der Urwirbelreste eine Verwendung nachgewiesen, wie die oben citirten Figuren lehren und die Frage immer noch nicht im Sinne von His entschieden.

Die Punkte 2 und 3 anlangend ist die Frage nicht die, ob die Seitenplatten als Ganzes aufgefasst Muskulatur liefern und ob die Hautplatte nur animale und keine vegetativen Muskeln und die Darmfaserplatte neben einigen quergestreiften Muskeln vorwiegend und zwar allein glatte Muskelzellen liefere — welch letztere Annahme ich übrigens entschieden bestreite, Angesichts der glatten Muskeln der Haut, des Auges und der Gefäße — vielmehr handelt es sich darum, zu wissen, ob die genannten Primitivorgane nicht auch unabhängig von den in den Embryo hineingewucherten Gefäßen Bindesubstanz erzeugen, und dies ist meiner Meinung nach entschieden der Fall, wie am deutlichsten die Extremitätenanlagen lehren, die selbst His nicht gewagt hat von Gefäßendothelien abzuleiten.

Aus Allem bisher Auseinandergesetzten ergeben sich für mich folgende Sätze:

1) Der Embryo der Säugethiere und Vögel baut sich einzig und allein aus Furchungszellen auf.

2) Der Nachweis, dass und wie die ersten embryonalen Blutgefäße und das Blut Bindesubstanzen liefern, ist bis jetzt nicht erbracht.

3) Ein besonderes Gefäßblatt existirt nicht, vielmehr entstehen die ersten Gefäße im Mesoderm und bilden nur zum Theil beim Hereinwachsen in den Embryo eine selbständige Platte.

4) Der Beweis, dass die Urwirbel und die Seitenplatten nur sogenannte archiblastische Gewebe erzeugen, ist nicht geliefert.

Ich wende mich nun zur Darlegung meiner Anschauungen über die Entstehung der Bindesubstanzen, die im Wesentlichen die von Remak sind, welche ja auch immer noch von vielen hervorragenden Embryologen getheilt werden, unter denen ich nur Götte und Balfour namhaft mache.

Die allererste Bindesubstanz entsteht beim Hühnchen in der Area opaca im Mesoderm. Dieser periphere Theil des mittleren Keimblattes besteht anfänglich aus ganz gleichen rundlichen Zellen (siehe meine Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl., Fig. 100). Mit dem Eintreten der Gefäß- und Blutbildung jedoch gestaltet sich ein Theil dieser Elemente zu Gefäßanlagen und Blut, ein anderer Theil bildet sich zu sternförmigen anastomosirenden Zellen um, welche alle Lücken zwischen den Gefäßanlagen erfüllen und auch an diese sich anlegen. Diese sogenannten »Substanzinseln« der Autoren (siehe meine Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl., p. 171, 177, Fig. 99 und 95, in welcher Figur dieses Gewebe absichtlich nicht dargestellt ist, und die hier beigegebene Fig. 6), welche auch His abbildet (Taf. VIII, Fig. V *Zk*, irrthümlich mit *Zh* bezeichnet) und Zellen der Keimscheibe nennt, worunter er archiblastisches Gewebe versteht, stellen die erste Bindesubstanz des Hühnerembryo dar, welche somit gleichzeitig mit und unabhängig von den Gefäßen auftritt, durch welche Thatsache von vorn herein die Lehre von der Entstehung aller Bindesubstanzen aus den Gefäßen und dem Blute widerlegt wird. Sollte Jemand bezweifeln wollen, dass die fraglichen Zellennetze zur Bindesubstanz gehören, so wäre zu betonen, dass aus denselben später die bindegewebige Wand des Dottersackes wird, und dass dieselben schon in der ersten Zeit, beim Entstehen der Gefäße, eine Haut darstellen, die die Gefäße trägt, wie man deutlich am ganz isolirten mittleren Keimblatte der Area vasculosa sieht. Die Anastomosen der betreffenden Zellen sind nämlich so reichlich und dicht, dass diese Elemente für sich allein eine Membran darstellen (Fig. 7), außerdem findet sich aber wohl auch eine gleichartige Zwischensubstanz zwischen ihnen.

Die von der Area opaca gegen den Embryo vorwachsenden Gefäße scheinen Anfangs frei zwischen dem Mesoderm (der Darmfaserplatte) und dem Entoderm zu liegen und als selbständige Endothelröhren wenigstens in den Herzschlauch hineinzuwachsen, doch ist sicher, dass auch zwischen ihnen bald eine Bindesubstanz auftritt und habe ich eine solche in den hinteren Theilen der Area pellucida so früh gesehen (siehe meine Fig. 99), dass wohl anzunehmen ist, dass dieselbe hier gleich-

zeitig mit den Gefäßen auftritt. Auch His zeichnet in der oben citirten Figur zwischen den Gefäßsprossen die fraglichen Zellen.

Eben so großes Gewicht wie auf die eben geschilderte Thatsache lege ich auf das nicht zu bezweifelnde Entstehen von Bindesubstanz aus der Hautplatte in einem Organe, das, seltene Ausnahmen abgerechnet (stellenweise beim Kaninchen, ich), nie Gefäße hat, und zwar im Amnion. Diese Haut entwickelt sich mit Ausnahme des Kopfes überall aus dem Mesoderm und Ektoderm und entsteht ihre Mesodermschicht, welche die Fortsetzung der Mesodermlage der seitlichen Leibeswand oder der Hautplatte von Remak ist, lange vor dem Hereinwuchern von Gefäßsprossen von der Area vasculosa aus in den Embryo. Wenn daher auch später, wie His richtig meldet, Gefäße (die Vena cardinalis, später Hautvenen), nicht zwischen Hautplatte und Ektoderm, wie His angiebt, sondern in der Hautplatte in den Embryo hineinwachsen, so ist nicht daran zu denken, die zelligen Elemente dieser Platte, die lange vorher da waren, von diesen Gefäßen abzuleiten. Und diese nämlichen Zellen — Elemente des mittleren Keimblattes — liefern die bindegewebige Wand des Amnion (Fig. 9), bei einigen Geschöpfen, wie bei den Vögeln, allerdings auch spärliche Muskelfasern.

Auch bei der Hautplatte der seitlichen und vorderen Leibeswand des Embryo, deren zellige Elemente ebenfalls vor dem Hereinwachsen der Gefäße in den Embryo da sind, ist sicher, dass dieselbe Bindegewebe erzeugt und erkennt man dieses Gewebe in Gestalt netzförmiger verbundener Stern- und Spindelzellen schon früh, wie die Fig. 9 zeigt. In Betreff der späteren Umgestaltungen dieser Platte stimmen meine Erfahrungen mit denen von Remak überein, denen zufolge Produktionen der Stammzone des Embryo (der Urwirbel, Remak), d. h. der Muskelplatte, der Spinalnerven und der Wirbelkörper, in die primitive Bauchwand, d. h. eben in die Hautplatte hineinwachsen, welche dadurch in einen äußeren und einen inneren Theil geschieden wird, welche wesentlich zu Bindesubstanzlagen sich umwandeln. Über die Art und Weise des Hineinwachsens der Muskelplatte bedürfen wir allerdings noch weiterer Aufschlüsse, doch möchte die Hauptsache feststehen, dass die visceralen Muskeln (Intercostales, Bauchmuskeln) nicht unabhängig von derselben entstehen.

Am deutlichsten wohl geht die Bedeutung der Hautplatte für die Erzeugung von Bindesubstanz aus ihrer Betheiligung bei der Entstehung der Extremitätenanlage hervor. Diese Anlage besteht anfänglich aus ganz gleichartigen Zellen, wie die Hautplatte, in welche allerdings früh einfache Gefäße hineinwachsen, doch ist von einer Betheili-

gung dieser Gefäße, deren Wandungen an feinen Schnitten auf das Bestimmteste hervortreten, an der Bildung der Extremitätenanlage nicht das Geringste zu bemerken, während auf der anderen Seite in den Zellen der Anlage zahlreiche karyokinetische Figuren auf eine lebhafte Vermehrung derselben hinweisen.

Gehen wir zur Darmfaserplatte über, so ist es hier schwieriger als an anderen Orten nachzuweisen, dass die Bindesubstanz unabhängig von den Blutgefäßen entsteht, weil letztere so früh in dieser Lage auftreten. Die bestimmtesten Resultate erhält man an dem Theile der Darmfaserplatte, welcher die äußere Herzwand bildet und habe ich hier beim Kaninchen Folgendes gesehen. Am achten und neunten Tage, so lange als die Herzen noch doppelt sind (meine Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl., Fig. 209, 212), besteht die äußere Herzwand aus einer dünnen Lage gleichmäßiger rundlicher Zellen. Mit der Verschmelzung der Herzen am neunten Tage verdickt sich diese Lage und wandeln sich nach und nach deren Elemente 1) in das Epithel des Pericard, 2) in eine dünne subpericardiale Bindegewebsschicht, 3) in Muskelzellen und 4) in eine subendocardiale Bindesubstanzlage um, welche letztere Lage am zehnten Tage in die mächtige Lage gallertiger Bindesubstanz sich umwandelt, die beim Kaninchen und auch beim Hühnchen die primitiven arteriellen und venösen Klappen bildet (meine Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl., Fig. 551 *vv* und Fig. 10 dieser Abhandlung). Von diesen Lagen kann die äußerste subpericardiale auf keinen anderen Theil als auf die Darmfaserplatte bezogen werden, deren äußerste Zellen Schritt für Schritt in ihrer Umwandlung in Bindesubstanzzellen verfolgt werden können und dasselbe scheint auch für die subendocardiale mächtige gallertige Bindesubstanz zu gelten, doch ist hier die Frage, ob nicht das Endothel an der Erzeugung dieser Gallerte betheiligt sei, schwer mit Bestimmtheit zu verneinen. Dagegen ist sicher, dass Blutgefäße bei der ersten Differenzirung der Herzwand keine Rolle spielen, da solche ganz fehlen, und eben so lässt sich auch in keiner Weise ein Antheil von lymphoiden Zellen nachweisen.

Wie beim Herzen, so lässt sich auch am ganzen Darme die Entwicklung der Bindegewebsschicht der Serosa und des Bauchfellepithels unabhängig von Gefäßen aus den Elementen der Darmfaserplatte nachweisen. Was dagegen die Mucosa betrifft, die erst mit dem Einwachsen von Gefäßen in die Darmwand als solche deutlich wird (siehe meine Entwicklungsgeschichte, p. 850), so muss ich es vorläufig unentschieden lassen, woher die Bindesubstanz derselben stammt, obschon ich für mich der Meinung bin, dass dieselbe auch hier unabhängig von den Gefäßen aus dem Gewebe der Mittelplatten entsteht.

Ich wende mich nun endlich noch zu den Urwirbeln und der Frage nach der Entstehung der Wirbelsäule und bitte in erster Linie meine Figuren 117, 123—125, 141—144 und 485 von Hühnerembryonen und von Kaninchenembryonen die Figuren 198, 201, 202, 203 und 540, außerdem die hier beigegebene Abbildung Fig. 5 ins Auge zu fassen. Was soll bei jungen Embryonen, bei denen die Muskelplatte und Urnieren angelegt sind, aus dem mächtigen unteren Theile der Urwirbel, die die Chorda schon berühren, Anderes werden als die häutige Anlage der Wirbelsäule? Kann man um diese Zeit, wo die Urwirbel keine Gefäße haben, an eine Betheiligung von solchen Organen bei deren Bildung denken? Und wie sollten Aorten, die keine Adventitien haben (siehe meine Fig. 125 und 202), aus solchen die Zellenmassen liefern, die der Chorda anliegen und dieselbe umgeben? Wenn irgend eine Thatsache in der Entwicklungsgeschichte begründet ist, so ist es die, dass die Urwirbel mit der Hauptmasse ihrer tiefen Theile die Wirbelsäule erzeugen und halte ich es für überflüssig, über diese Frage noch weitere Worte zu verlieren.

Hier möchte ich nun noch beifügen, dass meinen neueren Erfahrungen zufolge auch die Muskelplatten der Urwirbel Bindesubstanz zu erzeugen scheinen. Bei Hühnerembryonen des vierten Tages finde ich (Fig. 5), dass in der äußeren Lage der Muskelplatte *c* ein energischer Zellenbildungsprocess eintritt, der von der ventralen zur dorsalen Seite fortschreitend schließlich eine am Hornblatte anliegende Zellenmasse bildet, die nichts Anderes als die Cutislage des Rückens ist. Ob die ganze äußere Lamelle der Muskelplatte in dieser Bildung, die die Fig. 5 in ihrer ersten Entwicklung zeigt, aufgeht oder nicht, vermag ich dagegen vorläufig nicht mit Bestimmtheit zu sagen.

Am Schlusse dieser Abhandlung angelangt, gehe ich endlich noch zu der wichtigen Frage von der Stellung der Keimblätter zu den Geweben über. Während man früher geneigt war, jedes Keimblatt zu einem oder mehreren bestimmten Geweben in Beziehung zu bringen, versuchten Götte (Entwicklungsgeschichte der Unke, p. 560), ich selbst (Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl., p. 388 und 398) und die Gebrüder Hertwig (Die Actinien, Jenaische Zeitschr., Bd. XIV, p. 74—80 und die Coelomtheorie, p. 126) den Nachweis zu liefern, dass die Keimblätter keine histologischen Primitivorgane sind, vielmehr, wie ich es ausdrückte, jedes derselben die Fähigkeit besitze, alle Hauptgewebe aus sich zu erzeugen. Ich glaubte die Bedeutung der Keimblätter darin finden zu sollen, dass dieselben morphologische Primitivorgane darstel-

len, welche in erster Linie Beziehung zu den Formgestaltungen der Organe haben.

Diesen Auffassungen, denen auch Waldeyer sich angeschlossen hat, indem er sagt, »dass die Keimblätter für die Histogenese des Embryo keine einschneidende Bedeutung haben« (Archiblast und Parablast, p. 76), sind vor Allem His und Rauber entgegengetreten. Ersterer hat in seinem »Parablast« vom Jahre 1882 mit möglichster Bestimmtheit sich gegen alle und jede solche Gedanken ausgesprochen und führe ich zum Beweise dessen Folgendes wörtlich an. P. 70 sagt His: »Sollte es sich zeigen, dass dieselbe Anlage promiscue Bindesubstanzen, Epithelien und Muskelzellen liefert, dann müsste man überhaupt darauf verzichten, zwischen Histologie und Entwicklungsgeschichte gesetzmäßige Beziehungen aufzufinden. Es würde dann nur noch ein Resignationsstandpunkt übrig bleiben, wie ihn ja in der That einige Embryologen der Gegenwart (hier sind wir oben Genannte citirt) einnehmen.« Und p. 105 steht: »Nach dieser Übersicht der thatsächlichen Verhältnisse scheint mir vor Allem das klar zu sein, dass keinerlei Recht zu der Behauptung vorliegt, es könne aus jeder Zelle Alles werden. Zunächst können parablastische Zellen nur zu Gebilden des parablastischen Kreises sich entwickeln . . . . . Aus archiblastischen Zellen können nur Gewebe des archiblastischen Kreises hervorgehen, aber auch da zeigt sich in Betreff des Ursprunges der beiden höher organisirten Gewebsformen, des Muskel- und Nervengewebes, eine so bestimmt ausgesprochene Regelmäßigkeit, dass man wohl erwarten darf, sie sei der Ausdruck eines durchgreifenden Gesetzes, dessen völlig zutreffenden Ausdruck wir bis heute nicht gefunden haben. Noch heute stehe ich auf dem Standpunkte, den ich, zuletzt vor fünf Jahren, in den Worten ausgesprochen habe: die eigentliche, das Interesse der Keimblattfrage bestimmende Grundfrage richtet sich auf die Scheidung der differenten histologischen Blasteme.«

Fast eben so entschieden äußert sich Rauber in der oben citirten Arbeit aus dem Jahre 1883. P. 12 sagt dieser Autor, nachdem er die verschiedenen Epithelien auf ihre Entstehung besprochen hat: »Ich bleibe also bei der Behauptung stehen, die Abstammung von einem verschiedenen Keimblatt bezeichnet im Allgemeinen ein verschiedenes Wesen des Objektes, mag die Form mehrerer mit einander verglichener Objekte verschiedener Herkunft nun eine übereinstimmende oder eine verschiedene sein.«

His und Rauber stimmen nun übrigens auch nicht in allen Punkten überein. His hat die bekannte Zweitheilung: archiblastische und para-

blastische Gewebe und trennt die zellige Auskleidung der Bauchhöhle in parablastische und archiblastische Elemente, Rauber dagegen stellt das Keim- und Coelomepithel zusammen und rechnet dieselben zum mittleren Keimblatte. Von Eintheilungen der Gewebe findet man bei ihm drei, eine nach dem genetischen Princip, den Keimblättern, eine nach der Funktion und eine dritte nach der Form.

Diese neuesten Darstellungen haben meine Auffassung von den Beziehungen der Keimblätter zu den Geweben nicht zu erschüttern vermocht und erlaube ich mir dieselben noch etwas einlässlicher aus einander zu setzen.

Fragen wir in erster Linie nach den Thatsachen, so ergiebt sich Folgendes:

Das äußere Keimblatt liefert unzweifelhaft zwei Gewebe, denen Niemand eine große Verschiedenheit wird absprechen wollen, und zwar das Nerven- und Oberhautgewebe. Nun könnte man freilich betonen wollen, dass ersteres aus dem axialen Theile dieses Keimblattes und letzteres aus dem lateralen Theile hervorgehe. Allein bekanntlich liefert auch die Medullarplatte Bildungen, die von Oberhäuten nicht zu unterscheiden sind, wie die Epithelien der Höhlen des centralen Nervensystems und das Pigmentepithel im Auge. Ferner ist zu beachten, dass die Medullarplatte außer den genannten Geweben auch eine ganz eigenthümliche Stützsubstanz erzeugt, wie im primitiven Opticus, in der Retina, im Mark und Gehirn, die morphologisch von der echten Bindesubstanz sicherlich nicht weit absteht. Diese Stützsubstanz oder die sogenannte Neuroglia habe ich für das Rückenmark schon seit Langem (Gewebelehre, 3. Aufl. und folgende) als ein Netzwerk sternförmiger Zellen beschrieben, was der neueste Autor Gierke (Die Stützsubstanz des centralen Nervensystems im Neurolog. Centralblatt 1883, Nr. 16, 17) im Wesentlichen angenommen hat und was das Gehirn anlangt, so kommt bei diesem zu den Stützzellen nach Gierke noch eine Grundsubstanz in verschiedener Menge dazu, die aus zerfallenen Zellen sich aufbaut. In der Netzhaut gehören die Müller'schen Fasern und die Zellen der Pars ciliaris retinae in dieselbe Kategorie. An diesen drei Orten ist es ein Theil der embryonalen Medullarplatte, die in nicht nervöse Elemente übergeht, beim Opticus dagegen zeigt sich die bemerkenswerthe Thatsache, dass der ganze aus der Medullarplatte entstandene primitive Opticus zu einem Stütz- und Umhüllungsgewebe des bleibenden Opticus sich umgestaltet (siehe meine Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl., p. 692). Mag man nun diese Stützsubstanz zur Bindesubstanz zählen, oder sie nicht zu derselben rechnen, wie zum Beispiel His und Gierke, so ist doch in keiner Weise zu bezweifeln,

dass dieselbe ein vom Nervengewebe ganz verschiedenes Gewebe darstellt, und ist somit jedenfalls der Beweis geliefert, dass auch die Medullarplatte nicht nur einerlei Elemente erzeugt. Ich sehe übrigens nicht ein, warum das fragliche Stützgewebe nicht zur einfachen Bindesubstanz gestellt werden dürfte, da diese in gewissen Formen auch nichts Anderes als primitiv eiweißreiche und später fester werdende sternförmige anastomosirende Zellen zeigt.

Außer den genannten Geweben liefert das äußere Keimblatt möglicherweise auch glatte Muskeln, zu welcher Annahme die Thatsache zu führen scheint, dass an gewissen Orten solche Muskeln unmittelbar unter Epithelien gelegen sind. Die ersten Beobachtungen der Art habe ich bereits im Jahre 1849 von den Schweißdrüsen und Ohrenschmalzdrüsen des Menschen mitgetheilt (diese Zeitschrift, Bd. I, 1849, p. 57, 58; Mikroskopische Anatomie, Bd. II, Abth. 1, 1850, p. 159, 160, Fig. 41 *B* und 42 und alle Auflagen meiner Gewebelehre), worauf dann Leydig an Schweißdrüsen von Säugern und Hautdrüsen von Batrachiern dasselbe wahrnahm (man vergleiche vor Allem Archiv für mikroskopische Anatomie, 1873, p. 634, 635 und Untersuchungen zur Anatomie und Histologie, 1883, p. 151) und Ranvier unsere Erfahrungen bestätigte (Compt. rendus 1879). Leydig zog schon 1867 (Wiegmann's Archiv) aus dem erwähnten anatomischen Verhalten den Schluss, dass die fraglichen Muskelzellen aus Epidermiszellen hervorgegangen sein müssten und ich halte diese Frage auf jeden Fall einer reiflichen Erwägung werth, ohne zu verkennen, dass auch andere Deutungen möglich sind. Man könnte z. B. sagen, dass diese Muskelzellen, obschon sie zwischen der bindegewebigen Hülle der betreffenden Drüsen und dem Epithel liegen, doch dem mittleren Keimblatte angehören, und dass kein zwingender Grund vorliege, an den Mesoblastoberflächen überall Bindesubstanz als äußerste Lage anzunehmen, oder es ließen sich die Muskelzellen als aus der Tiefe an die Oberfläche gewanderte Mesodermzellen ansehen, wie sie als Pigmentzellen selbst in geschichtete Epidermis einwandern. — Sei dem wie ihm wolle, so ist auf jeden Fall diese Frage noch räthselhaft, und will ich hier gleich erwähnen, dass beim Entoderm dieselbe Schwierigkeit wiederkehrt. Glatte Muskelfasern unmittelbar nach außen von einem entodermalen Epithel sahen Stieda (diese Zeitschr., Bd. XXX Suppl., p. 111, Taf. VI, Fig. 2) und ich (Embryologische Mittheilungen in der Hallenser Festschrift, Taf. VI, Fig. 10) in der embryonalen Säugethierlunge.

Das mittlere Keimblatt liefert, selbst wenn man die von His, Rauber und Waldeyer vertheidigte Zweitheilung in Bindegewebsblatt und archiblastisches mittleres Keimblatt zu Grunde legt, aus jedem

Theile verschiedenartige Gewebe, und nach meiner Auffassung, der ich dasselbe als ein einfaches, einheitliches Blatt ansehe, gehen aus demselben folgende Gebilde hervor.

a) Das quergestreifte Muskelgewebe.

Dieses Gewebe entsteht wesentlich aus der Hautplatte und dem dorsalen Theile der Urwirbel, oder aus dem, was His »animale Muskelplatte« nennt. Dies ist jedoch nicht die einzige Quelle dieses Gewebes, indem auch der ventrale Theil der Urwirbel die ventralen vertebralen Muskeln und die Darmfaserplatte die quergestreiften Muskeln des Herzens, der großen Gefäße und der Darmwand erzeugt. Bei Fischen kommen quergestreifte Muskeln auch am Magen (Cobitis fossilis) oder, wie bei der Schleie, über den ganzen Darm vor (Leydig, Histol. p. 324).

b) Das glatte Muskelgewebe.

Dasselbe soll, nach His, nur aus der »vegetativen Muskelplatte« hervorgehen, d. h. aus der Darmfaserplatte und dem ventralen Theile der Urwirbel, der, wie wir oben sahen, nach His die Aorten umwächst und denselben ihre Muskeln liefert. His denkt sich ferner, dass die glatten Muskeln auf den Gefäßen von den Stämmen aus bis auf die feinsten Äste sich fortbilden (Parablast, p. 100). Hiergegen bemerke ich, dass im Mesoderm keineswegs eine beschränkte Bildungsstätte für dieses Gewebe gegeben ist, indem auch die Hautplatte (Muskeln der Haarbälge, des Warzenhofes, der Hautdrüsen, des Scrotum) und die dorsalen Theile der Urwirbelplatten des Kopfes (glatte Muskeln der Iris) dasselbe erzeugen. Was ferner die Entstehung der glatten Muskeln der Gefäße anlangt, so kenne ich keine Thatsachen, die eine Fortbildung derselben von den Stämmen nach den Ästen zu bewiesen, welche Fortbildung nur durch wiederholte Theilungen der ersten Muskelzellen geschehen könnte, vielmehr spricht Alles, was mir über diese Verhältnisse bekannt ist, für eine Entstehung der Muskelzellen der peripherischen Gefäße in loco durch Anlagerungen von Elementen des umliegenden Gewebes, von welcher Anlagerung die Bildung der Sclera und Cornea und der Hüllen des centralen und peripherischen Nervensystems die auffallendsten Beispiele sind [1].

[1] Ich bemerke hier, dass ein Forscher von der großen Erfahrung wie Waldeyer keine großen Schwierigkeiten darin findet, die gesammte Muskulatur der Blutgefäße und der Ausführungsgänge großer Drüsenkomplexe von einer einzigen centralen Quelle abzuleiten. Dies mag für Drüsenkanäle gelten, die von einer beschränkten Stelle aus sich entwickeln, eben so wie für die Muskulatur des Darmes, die in der ganzen Länge des Rohres auftritt, ob auch für die Gefäße, die erst in großer Ausdehnung ohne Muskeln angelegt werden, ist doch eine andere Frage.

c) Die Bindesubstanzgewebe.

Da schon im Früheren ausführlich aus einander gesetzt wurde, dass ich keinen besonderen Bindegewebskeim (Parablasten) weder im Sinne von His, noch in dem von Waldeyer und Rauber annehmen kann, so berühre ich diese Frage hier nicht weiter. Dagegen möchte es am Platze sein, noch ein Wort über die Art und Weise, wie die Gewebe der Bindesubstanz im embryonalen Körper auftreten und sich verbreiten, beizufügen. Wenn ich His recht verstehe, so denkt sich derselbe, dass Bindegewebe ohne Ausnahme nur in Begleitung von Gefäßen erscheint und wuchert (siehe oben), ich dagegen bin der Meinung, dass in dieser Beziehung die Verhältnisse nicht überall dieselben sind. Ich unterscheide Folgendes:

1) An vielen Orten treten Gewebe der Bindesubstanz primär ohne Gefäße auf. Hierher rechne ich alle Knorpel, die häutige Wirbelsäule, die Sehnen, Bänder, gewisse Häute (Amnion, Fascien etc.), die faserigen Hüllen mancher Drüsen. Den letzten Punkt betone ich ganz besonders, da derselbe auch direkt der Ansicht von Boll widerspricht, der zufolge die Gefäße und ihre Weiterbildung das Bestimmende bei der Gestaltung der Drüsen sind. Als Drüsen, bei denen das umhüllende Bindegewebe anfänglich keine Blutgefäße enthält, mache ich namhaft die Lungen von Säugern und dann die Nieren des Menschen, von denen die Fig. 8 ein sehr frühes Stadium darstellt, ferner die Hoden und Eierstöcke. Bei den Hoden bleibt die innere Bindesubstanz lange Zeit gefäßarm und habe ich beim Menschen noch im vierten Monate um die schon gut angelegten Samenkanälchen herum eine eigenthümliche, großzellige, fast gefäßlose Bindesubstanz gefunden, die ich als die Anlage der späteren so auffallenden interstitiellen Zellen deute. Später wachsen dann in manche der genannten Theile Gefäße hinein (ossificirende Knorpel, Drüsenhüllen etc.), während sie in anderen zeitlebens fehlen (viele Knorpel).

2) In einer großen Zahl von Fällen entstehen Gefäße und Bindesubstanz gleichzeitig und bilden sich gleichmäßig mit einander weiter, so jedoch, dass es den Anschein hat, als ob die Bindesubstanz morphologisch (nicht physiologisch) ganz unabhängig von den Gefäßen wucherte. Ich rechne hierher alle Fälle, in denen gefäßhaltige Bindegewebsumhüllungen mit den Organen selbst weiter wachsen, wie z. B. bei den Drüsen, bei den Haaren und Horngebilden überhaupt, bei den Zähnen, den Muskeln, Nerven etc. Bei allen diesen Organen wachsen, nachdem einmal die erste Anlage der bindegewebigen Theile gegeben ist — mit Bezug auf welche es oft schwer zu sagen ist, ob dieselbe vor oder gleichzeitig mit den Gefäßen erscheint — diese und die Gefäße mit

einander weiter, ohne dass die Gefäße an der Bildung des Bindegewebes oder dieses an der Erzeugung jener einen direkten Antheil nehmen. In letzterer Beziehung muss jedoch die Frage offen gelassen werden, in wie weit an verschiedenen Orten Bindegewebszellen zur Weiterbildung der Gefäße beitragen.

3) Es ist ferner unzweifelhaft, dass Bindesubstanz ohne Gefäße und Gefäße ohne Bindesubstanz im Körper sich verbreiten und in Organe einwuchern können. Als Beispiel für den ersteren Fall führe ich die primitiven Mesodermeinwucherungen in embryonale Nerven an. Wie ich gezeigt habe (Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl., p. 621, siehe auch His im Archiv für Anatomie und Entw. 1879, p. 474 und fg.) bestehen die Nerven ursprünglich aus nichts als aus Bündeln von Achsencylindern, zu denen dann eine zarte mesodermatische äußere Bindegewebshülle sich gesellt (Fig. 11). Erst später wachsen Bindesubstanzzellen ohne Gefäße in das Innere dieser Bündel hinein, umgeben die Achsencylinder und liefern denselben die zellige sog. Schwann'sche Scheide. Dasselbe geschieht auch bei den Ganglien. Noch später wuchert dann gefäßhaltiges Bindegewebe ein und erzeugt das Neurilemm.

Eine Gefäßwucherung ohne gleichzeitig mitwucherndes Bindegewebe kommt vielleicht verbreiteter vor als man weiß. Eine solche glaube ich bei der Entwicklung der Thymus annehmen zu müssen, bei der in die ursprünglich rein epitheliale Anlage später Gefäße ohne begleitendes Bindegewebe einwachsen. Ähnliches findet sich wohl auch beim ersten Einwachsen von Gefäßen in das centrale Nervensystem. Später scheinen, wenigstens bei der weißen Substanz des Markes, auch Bindesubstanzzellen von außen einzudringen (Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl., p. 599), doch erfordert diese Frage noch ein genaueres Studium, bevor dieselbe endgültig erledigt werden kann und verweise ich auf das in meiner Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl., p. 581, 596, 597 und 599 Angeführte.

Als ein Organ, in welchem Blutgefäße ohne Bindesubstanz wuchern, betrachte ich ferner die Leber, die bei jungen Embryonen einzig und allein aus Netzen von Leberzellenbalken und von capillaren Blutgefäßen besteht (siehe meine Embryol. Mittheilungen in der Festschrift der naturforschenden Gesellschaft zu Halle 1879, Taf. II, Fig. 11, 12). In diesem Falle ist keine andere Möglichkeit vorhanden als die, dass das Blutgefäßnetz durch fortgesetzte Anastomosenbildung weiter sich ausdehnt, bei welcher offenbar auch eine Zunahme der Zellen an Zahl durch fortgesetzte Theilungen im Spiele ist.

d) Eine Bildung des Mesoderms ist ferner bei gewissen Geschöpfen,

wie bei den Säugern und Vögeln, die Chorda dorsalis, die ich zur Bindesubstanz rechne, weil sie bei gewissen Fischen (Polypterus, Lepidosteus) verknorpelt und selbst (Polypterus, Amia) verknöchert (siehe meine Abhandlungen über das Ende der Wirbelsäule der Ganoiden und einiger Teleostier, Leipzig 1860, p. 5, 9—10, Taf. I, Fig. 2, 3 und Weitere Beobachtungen über d. Wirbel der Selachier in den Sencken-berg'schen Abhandlungen, Bd. V, 1864, Separatabdruck p. 39, Fig. 20 und 21).

e) Dieselbe Abstammung haben unbestrittenerweise auch alle Drüsen des Urogenitalsystems und die sogenannten Endothelien der Gefäße, der serösen Häute, der Gelenkkapseln und der großen Bindegewebsspalten, welche bei dem jetzigen Stande der Dinge nicht mehr von den Epithelien des Ekto- und Entoderms getrennt werden können (man vergleiche auch Gegenbaur, Anatomie, p. 23); Waldeyer dagegen scheidet nur das Coelomepithel aus und lässt die übrigen Bildungen als Endothelien stehen [Parablast, p. 62 und fg.]).

f) In einem gewissen Sinne lässt endlich auch ein Theil des Nervensystems sich aus dem Mesoderm ableiten, in so fern als, wie ich gezeigt habe (Entwicklungsgeschichte, 2. Aufl., p. 584), das Rückenmark, nachdem es einmal angelegt ist, an seinem hinteren Ende mit den Urwirbeln, der Chorda und dem Ektoderm zu einer Masse verschmilzt und als geschlossenes Rohr unter Mitbetheiligung einer Zellenmasse sich fortbildet, die vorwiegend dem mittleren Keimblatte angehört (man vergleiche auch Gasser, Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen, p. 85 und in den vorhergehenden speciellen Beschreibungen).

Das innere Keimblatt scheint noch am ehesten den Anforderungen zu entsprechen, die von gewissen Forschern an die Keimblätter gestellt werden, indem dasselbe wenigstens bei den höheren Wirbelthieren nur Epithelien und Drüsen erzeugt. Steigt man jedoch in der Reihe der Vertebraten tiefer, so ergiebt sich, dass auch die Chorda vielleicht dem Entoderm ihren Ursprung verdankt und dass beim Amphioxus sogar die Urwirbel und alle Bindegewebe und Muskeln erzeugenden Theile aus dem Entoderm entstehen. Es kann somit auch dieses Keimblatt bei den Wirbelthieren nicht als ein solches betrachtet werden, das nur einerlei Gewebe hervorbringt.

In den bisherigen Auseinandersetzungen war nur von den Wirbelthieren die Rede und zeigte sich schon bei diesen, dass alle drei Keimblätter verschiedenartige Gewebe erzeugen. Will man die Gesetze der Beziehungen der Keimblätter zu den Geweben ganz ergründen, so muss man jedoch das gesammte Thierreich ins Auge fassen und da ergiebt sich denn als allgemeines Gesetz, dass bei den mehrzelligen

Thieren in erster Linie zwei epitheliale Keimblätter auftreten (Dicyemiden, Hydromedusen), und dass diese dann entweder beide oder das eine oder das andere allein an der Bildung der anderen Elementartheile und Gewebe sich betheiligen. So scheint die Bindesubstanz vom Ektoblasten und Entoblasten abstammen zu können. Muskelfasern liefern nach meinen und Kleinenberg's Erfahrungen bei Hydra[1] und denen von Claus bei Charybdea marsupialis und von Fr. E. Schulze und O. Hamann bei verschiedenen Hydroidpolypen die Zellen des Ektoblasts. Dieselben scheinen aber auch vom Entoblasten erzeugt werden zu können, wie das Vorkommen solcher Elemente dicht außen an dieser Zellenschicht bei den Pennatuliden (ich), den Medusen (O. Hertwig) und den Hydroidpolypen (Weismann) zu beweisen scheint, und wie dies auch durch die Beobachtungen von O. und R. Hertwig bei den Actinien und von O. Hamann und R. v. Lendenfeld bei den Hydroidpolypen nun in der That nachgewiesen ist. Auch das Nervengewebe, das man bis jetzt einzig und allein dem Ektoblasten zuschreiben zu dürfen glaubte, ist nun von v. Lendenfeld bei den Eucopellapolypen auch im Entoblasten beobachtet worden (diese Zeitschr., Bd. XXXVIII, p. 515) und eben so lassen sich die Sexualzellen bei den einen niederen Thieren (wahrscheinlich bei allen Hydromedusen nach Weismann) aus dem Ektoblasten, bei anderen (den Anthozoen und Acraspeden nach den Gebr. Hertwig und mir) aus dem Entoblasten ableiten.

So spricht Alles dafür, dass bei den niedersten mehrzelligen Thierformen wahrscheinlich eine vollständige Übereinstimmung der zwei primitiven Keimblätter mit Bezug auf die Gewebebildung sich findet und wird es so begreiflich, dass auch bei höheren Thieren noch keine exklusiven Beziehungen sich herausgebildet haben.

Weiter auf vergleichend-anatomische Einzelnheiten einzugehen ist nicht meine Absicht und will ich zum Schlusse nur noch einen Blick auf die pathologische Gewebsbildung bei den höheren Geschöpfen werfen. Die wichtigste Frage, die sich hier erhebt, ist die, welche Elementartheile und Gewebe entstehen in pathologischen Fällen und wie ist deren Entstehung aufzufassen. Ersteres anlangend, so können alle vier Hauptgewebe abnormerweise auftreten, doch sind in dieser Beziehung die Regenerationsvorgänge und die Hyper-

[1] Wenn Kleinenberg die Ansicht ausspricht, dass die Muskelfasern von Hydra nicht dem Ektoblasten angehören, so vermisse ich hierfür jede Begründung. Betrachtet er doch selbst die Zellen, die sie hervorbringen, als dem Ektoblasten angehörig. Richtig ist dagegen, dass bei verschiedenen Thierformen, ektoblastische Muskelzellen und subektoblastische oder subepitheliale durch Übergänge verbunden sind.

trophien von den Neubildungen wohl zu unterscheiden. Eine Regeneration findet sich nur bei den Epithelien, den Bindesubstanzen und dem Nervengewebe und geht die Wiederbildung in allen Fällen von den schon vorhandenen Theilen aus in der Art, dass bei den Bindesubstanzen die Blutgefäße und die farblosen Blutzellen die Hauptrolle spielen. Bei den Hypertrophien, die allen Geweben, mit Ausnahme des Nervengewebes, zukommen, findet sich ebenfalls ein Anschluss an die Elemente der normalen Organe und ist es in gewissen Fällen, wie bei der Hypertrophie der Muskeln nicht einmal sicher, ob dieselben an allen Orten an Zahl zunehmen, wie dies beim Herzen und der Harnblase z. B. kaum zu bezweifeln ist, oder vielleicht nur an Dicke und Volumen, wie etwas der Art bei den willkürlichen Muskeln vorkommen möchte. Unter den Gewebsneubildungen unterscheiden wir mit Cohnheim diejenigen, die mit Entzündungen und mit Infektionskrankheiten (Infektionsgeschwülste, Klebs) zusammenhängen, von denjenigen, die auf Störungen der typischen Entwicklung sich zurückführen lassen, oder den eigentlichen Geschwülsten. Bei den ersteren ist die Herkunft ihrer Elemente zum Theil auf die präexistirenden der Bindesubstanz zurückzuführen, zum Theil noch dunkel. Bei den eigentlichen Geschwülsten dagegen hat bekanntlich Cohnheim die Hypothese aufgestellt, dass dieselben »atypische Gewebsneubildungen auf embryonaler Anlage« seien und zum Theil die Fähigkeit besitzen alle Gewebe zu erzeugen, auch solche, die dem Mutterboden der Geschwulst nicht homolog sind (Allg. Pathologie, Bd. I, p. 650). Um diese Hypothese, die viel Anklang gefunden hat, zu einer begründeten zu gestalten, wäre es nöthig, die vermutheten embryonalen Keimzellen im Organismus des Erwachsenen nachzuweisen, was auf jeden Fall für die heterologen Geschwülste bis anhin nicht möglich gewesen ist. Von meinem Standpunkte aus, dem zufolge alle Gewebe auf die Eizelle zurückzuführen, und auch die ersten embryonalen Zellen vor der Bildung der Keimblätter wahrscheinlich alle einander gleichwerthig sind, wäre es wohl denkbar, dass noch beim Erwachsenen Elemente vom Charakter der ersten embryonalen Zellen vorkämen, denen das Vermögen inne wohnte, unter Umständen zu allen Geweben sich zu gestalten. Hierbei könnte man an die tiefsten Zellen der Epidermisgebilde und der geschichteten Epithelien, an Überreste des Keimepithels bei beiden Geschlechtern, an Epithelreste der Urnieren, der Kiemenspalten, der Zahnanlagen, an die lymphoiden Zellen und gewisse Bindesubstanzzellen, wie diejenigen der Hodenzwischensubstanz (meine Mikr. Anatomie, Bd. II, 2) und des subcutanen Gewebes der Tunica dartos (l. c. Bd. II, 1, p. 18) denken. Auch ließe sich annehmen, dass schon differenzirte Elemente in solche

von embryonalem Charakter sich umzubilden oder solche zu erzeugen im Stande sind, wie möglicherweise Fettzellen, die ihr Fett verlieren (l. c. p. 19, Fig. 9), oder Osteoblasten, die zu Riesenzellen werden. Es ist jedoch bis jetzt von keiner dieser Zellenarten nachgewiesen, dass dieselbe in andere Gewebsformen als diejenigen, denen sie angehört, sich umzubilden vermag, wenn dies auch für gewisse derselben, wie vor Allem für die Reste des Keimepithels, als sehr wahrscheinlich zu bezeichnen ist.

Ich fasse nun noch einmal übersichtlich die Hauptpunkte zusammen, zu denen ich in dieser Abhandlung gelangt bin. Es sind folgende:

1) Bei allen mehrzelligen Geschöpfen gehen alle Elemente und Gewebe direkt aus der befruchteten Eizelle und dem ersten Embryonalkerne hervor und giebt es keinen Haupt- und Nebenkeim (Archiblast und Parablast).

2) Die zuerst differenzirten Gewebe besitzen den Charakter von Epithelien und stellen den Ektoblasten und Entoblasten dar.

3) Aus diesen zwei Zellenlagen entstehen alle anderen Gewebe, indem dieselben entweder unmittelbar solche erzeugen oder zugleich ein mittleres Blatt bilden, das dann einen Haupttheil der Gewebsbildung übernimmt.

4) Jedes Keimblatt hat, wenn man die ganze Thierreihe ins Auge fasst, bei gewissen Geschöpfen die Fähigkeit mindestens drei und vielleicht alle Gewebe aus sich zu erzeugen und sind desswegen die Keimblätter keine histologischen Primitivorgane.

5) Bei Vögeln und Säugern existirt kein Primitivorgan für die Erzeugung der Bindesubstanz, des Blutes und der Gefäße.

6) Die Elemente der fertigen Gewebe haben, wie es scheint, das Vermögen eingebüßt, andere Gewebe zu bilden und sind die Gewebe der heterologen Neoplasmen wahrscheinlich auf Reste embryonaler Zellen oder Elemente vom Charakter dieser zurückzuführen.

7) Eine Eintheilung der Gewebe in archiblastische und in parablastische ist in keiner Weise zu rechtfertigen und erscheint immer noch die alte Eintheilung der Gewebe von Leydig und mir in vier Haupttypen als die zweckmäßigste.

Würzburg, 22. December 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI und XII.

Fig. 1—4. Von der Keimhaut eines eben gelegten befruchteten Hühnereies.

k, Keimhaut; *w*, weißer Dotter; *g*, gelber Dotter; *ect*, Elemente des Ektoblasts; *ent*, Elemente des Entoblasts; *k*, Zellenkerne; *gf*, große Furchungskugeln (Megasphaeren, His); *kh*, Keimhöhle: *kw*, Keimwulst.

Fig. 1. Die ganze Keimhaut nahe der Mitte senkrecht durchschnitten. Der gelbe Dotter in seinen oberen Lagen mit viel Zwischensubstanz. Geringe Vergrößerung.

Fig. 2. Die Mitte eines solchen Schnittes stärker vergrößert (Hartnack, Syst. 4, Oc. 3, langer Tubus).

Fig. 3. Der Rand einer solchen Keimhaut bei der nämlichen Vergrößerung.

Fig. 4. Aus der Mitte einer solchen Keimhaut. Starke Vergrößerung (Leitz, Syst. 7, Oc. 1, kurzer Tubus).

Fig. 5. Theil eines Querschnittes durch die Herzgegend eines Hühnerembryo von drei Tagen und sechs Stunden. Mittlere Vergrößerung (Syst. 4, Oc. 3, langer Tubus eines Hartnack).

Dieser Schnitt soll vor Allem die aus den eigentlichen Urwirbeln sich entwickelnde gefäßlose Bindesubstanz der im Entstehen begriffenen häutigen Wirbelsäule und ihre Beziehungen zur Chorda versinnlichen. Über dem Mark die Membrana reuniens superior. Die Muskelplatte zeigt deutlicher auf der einen als auf der anderen Seite die Zusammensetzung aus einer tieferen Lage *m*, der eigentlichen Muskelplatte, und einer oberflächlichen in Bindegewebe übergehenden Schicht *c*, die zur Cutis des Rückens im Beziehung zu stehen scheint und von der ventralen nach der dorsalen Seite sich entwickelt.

a, Aorta mit noch dünner Wand; *w*, vorderstes Ende des Wolff'schen Ganges; *oe*, Ösophagus mit *muc*, der zwischen Darmfaserplatte und Entoderm liegenden gefäßhaltigen Bindegewebsschicht, der Vorläuferin der Mucosa.

Fig. 6. Aus der Area opaca eines Hühnerembryo des zweiten Tages. Bei Syst. 4, Oc. 1, kurzem Tubus eines Leitz. Die größeren Gefäße besitzen schon zwei zellige Lagen, die zum Theil zufällig von einander abstehen. Die Zwischensubstanz *si* (die Substanzinseln der Autoren) füllt alle Lücken zwischen den Gefäßen aus.

Fig. 7. Ein Stückchen dieser Zwischensubstanz bei Syst. 8, Oc. 1, kurzem Tubus eines Leitz, aus ungemein reich verästelten und vielfältig anastomosirenden sternförmigen Zellen gebildet.

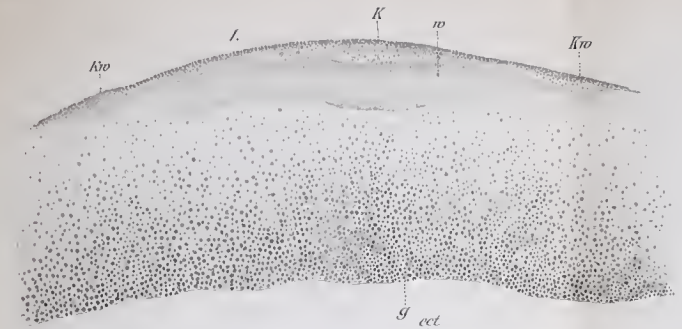
Fig. 8. Querschnitt durch die Nierengegend eines menschlichen Embryo von 8,5 mm Länge. Vergrößerung Hartnack, Syst. 5, Oc. 3, kurzer Tubus.

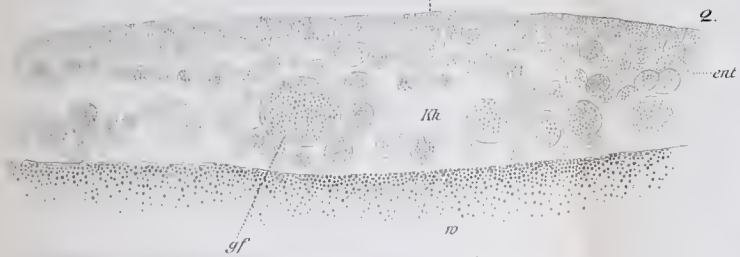
S.u.g, Sinus urogenitalis; *ur*, Ureter oder embryonaler Nierenkanal; *ne*, Ende des Epithelrohres dieses Kanales; *nf*, umhüllende Bindesubstanz; *ed*, Enddarm; *a*, Aorta.

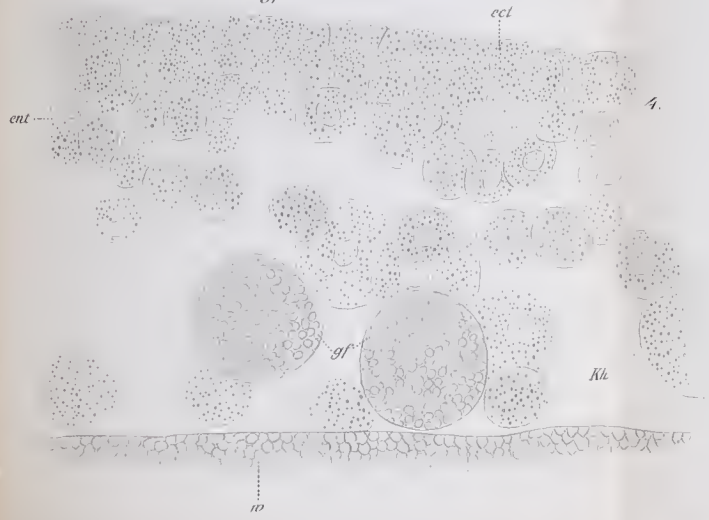
Fig. 9. Umbiegungsstelle der seitlichen Leibeswand *sv* in das Amnion *a* von einem Hühnerembryo von drei Tagen und 6 Stunden zur Demonstration der Entstehung von Bindesubstanz aus der Hautplatte und ihrer Fortsetzung in die äußere Amnionlage. *ect*, Ektoderm des Amnion und der Hautplatte. Vergrößerung Syst. 7, Oc. 1, kurzer Tubus eines Leitz.

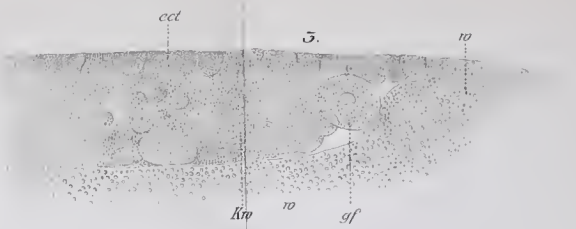
Fig. 10. Ein Stückchen eines senkrechten Schnittes durch die Herzkammer eines Hühnerembryo von drei Tagen und sechs Stunden aus der Gegend der Basis. *h*, muskulöse Herzwand; *p*, Pericard; *e*, Endocard; *g*, tiefster Theil der Gallertlage der einen Valvula venosa.

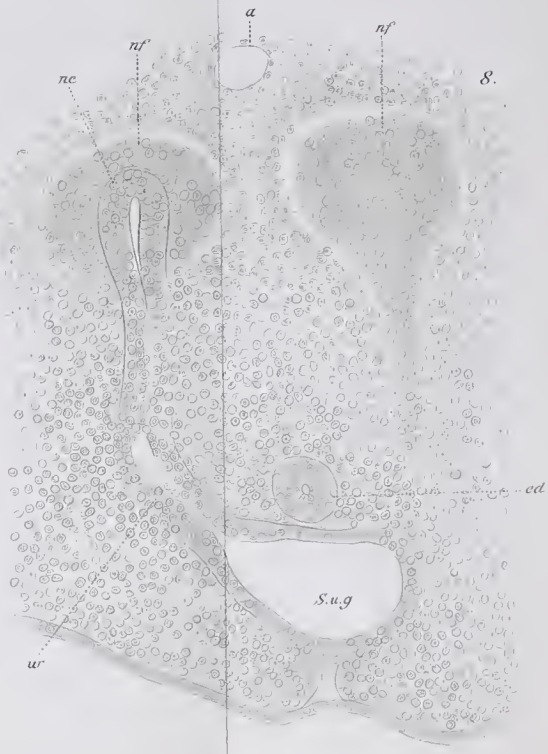
Fig. 11. Querschnitt eines hinteren Rückenmarksnerven eines menschlichen Embryo von 8,5 mm Länge zur Demonstration der äußeren mesodermatischen Scheide des Nerven und des inneren kernfreien Bündels von Achsencylindern. Vergrößerung Syst. 7, Oc. 1, kurzer Tubus eines Leitz.


1.
K
w
Kro
Kro
g
ect

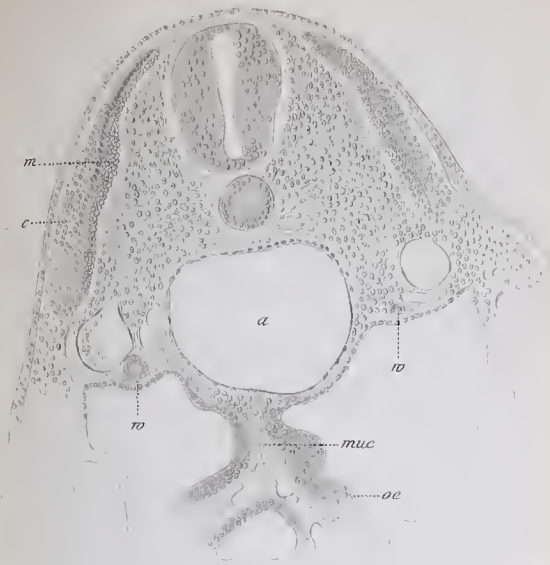

2.
ect
ent
Kh
gf
w


ect
4.
ent
gf
Kh
w

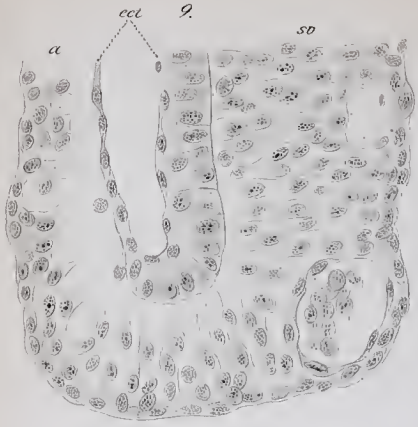

ect
5.
w
Kro
w
gf


a
nf
nf
ne
8.
ed
S.u.g
w

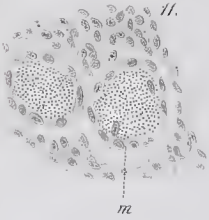
5.



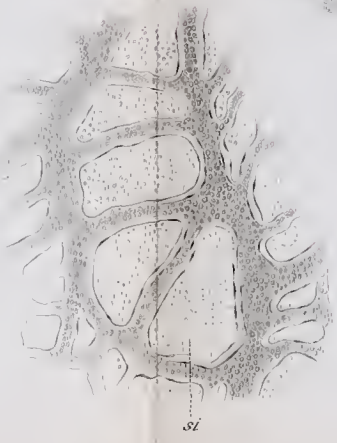
9.

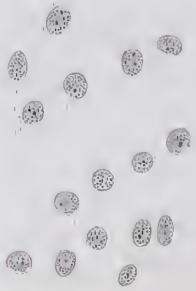


11.



6.



10.

7.